1 b 736

# REVUE BRYOLOGIQUE ET LICHÉNOLOGIQUE

**Fondée par T. HUSNOT en 1874**

Directeur : Mme P. ALLORGE

NOUVELLE SÉRIE

TOME VINGT-HUITIÈME. — FASC. 1-2

PARIS

Laboratoire de Cryptogamie

Muséum National d'Histoire Naturelle

Rue de Buffon, 12

1959

*Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique*

Publication trimestrielle.

Source MNHN Paris

SHOUT
SHARE
IT

# SOMMAIRE

L. Kotler (Mme). — Contribution à l'étude biologique des Mousses cultivées *in vitro* : germination des spores, croissance et développement du protonéma chez *Funaria hygrometrica* . . . . . 1

R. Potier de la Varde. — Contribution à la flore bryologique africaine (12e article) . . . . . 201

Edwin B. Bartram. — Contribution to the Mosses of Gough Islande. . 207

R. B. Pierrot. — Contribution à l'étude de la Bryoflore de la Charente-Maritime . . . . . 211

C. Courtejaire : Action de quelques milieux nutritifs sur le développement de *Sphagnum inundatum* Warnst . . . . . 215

W. M. Melnichuk. — Zum Wasserhaushalt der Moose . . . . . 219

J. Squivet de Carondelet (Abbé). — Une nouvelle localité française de *Trichostomum pallidisetum* K. Müll . . . . . 223

A. Boros. — Bryologische Erfahrung der XII International Pflanzengeographischen Excursion (IPE) durch die Tschecoslovakei (1958). 225

Nécrologie : Dr. Ödon Szatala (1889-1958) par J. Banhegyi . . . 231

Informations . . . . . 233

Annonce de décès . . . . . 234

Bibliographie bryologique . . . . . 235

Bibliographie lichénologique . . . . . 241

Exsiccata . . . . . 247

Liste des Bryologues et des Lichénologues. Additions et rectifications . 249

---

Avis. — Les Auteurs sont priés d'adresser à Madame V. Allorge deux exemplaires de leurs tirages à part pour la Bibliothèque du Laboratoire de Cryptogamie.

---

Source MNHN Paris

# REVUE
# BRYOLOGIQUE
## ET
# LICHÉNOLOGIQUE

Source MNHN, Paris

Source MNHN, Paris

# REVUE BRYOLOGIQUE ET LICHÉNOLOGIQUE

**Fondée par T. HUSNOT en 1874**

Directeur : Mme P. ALLORGE

NOUVELLE SÉRIE

TOME VINGT-HUITIÈME. — FASC. 1-2

PARIS

Laboratoire de Cryptogamie

Muséum National d'Histoire Naturelle

Rue de Buffon, 12

1959

*Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique*

Source MNHN, Paris

Source MNHN, Paris

Tome XXVIII. Fasc. 1 2 82e Année Nouvelle Série
1959

Revue Bryologique et Lichénologique

Fondée par T. Husnot en 1874

Directeur : Mme Pierre ALLORGE

*Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique*

# Contribution à l'étude biologique des Mousses cultivées in vitro : germination des spores, croissance et développement du protonéma chez *Funaria hygrometrica*

par Mme Lucie Kofler (1)

## INTRODUCTION

Reconstituer le cycle de développement d'un végétal microscopique, ne présentant des stades microscopiques dans son ontogenèse, est une tâche difficile lorsqu'on ne peut s'adresser qu'aux individus prélevés dans leur habitat naturel. En étudier le mode de croissance dans les mêmes conditions serait tout à fait impossible. Il est donc nécessaire d'avoir recours à des cultures *in vitro* sur des substrats appropriés, qui permettent le repérage, les prélèvements, les mesures et même l'observation directe au microscope. Ainsi, pour les filaments ou les lames protonémiques très ténus des Bryophytes, il n'est guère de description, sinon les plus anciennes, qui n'aient été établies sur du matériel cultivé *in vitro*.

L'inconvénient de cette méthode est de placer l'organisme dans un milieu souvent très différent de ce que lui offre la nature, et il peut y avoir loin des formes expérimentales aux formes spontanées. Parallèlement, il peut être dangereux, ou tout au moins délicat, de relier les domaines de l'écologie et de la culture *in vitro*.

(1) Thèse de Doctorat d'État soutenue à Grenoble le 3 juillet 1958.

Les frais d'impression ont été partiellement couverts par une subvention du Ministère de l'Éducation Nationale.

Source MNHN, Paris

Mais la physiologie et la morphologie expérimentale ne s'attachent pas aux seules formes et aux seuls compartiments naturels. Un de leurs buts est aussi d'actualiser et d'explorer toutes les potentialités vitales. Que ce soit pour rechercher un optimum de croissance, pour déterminer des limites de résistance ou pour révéler des différences de comportement entre espèces, il faudra éprouver l'organisme dans des conditions artificiellement créées.

D'autre part, pour interpréter et reproduire à coup sûr des résultats expérimentaux, il est souvent nécessaire d'éviter la complexité et l'inconnaissable des milieux naturels, ou au moins de se rendre maître de certaines composantes de l'environnement. Définir et choisir celui-ci dans sa totalité, tant pour les facteurs physiques que chimiques, représente un cas limite difficile à réaliser. L'importance de l'appareillage et des fonds mis en jeu pour la construction actuelle des grands phytotrons témoigne cependant de l'intérêt qu'on y apporte afin de résoudre de nombreux problèmes physiologiques concernant les plantes supérieures.

Pour les végétaux inférieurs de petite taille, les difficultés pratiques sont toutefois moindres, et il s'y ajoute la possibilité d'appliquer les méthodes pasturiennes de culture aseptique. En outre, l'ensemencement à partir d'un germe unique et la création de lignées pures assurent l'homogénéité du matériel vivant expérimenté.

Depuis les études fondamentales de RAULIN sur le métabolisme d'*Aspergillus niger*, de R. CHODAT sur la notion d'espèce chez certaines Chlorophycées, jusqu'au foisonnement de travaux récents sur la physiologie des *Neurospora* et sur la photosynthèse des Chlorelles, Champignons et Algues ont bénéficié des techniques de culture les plus précises.

Pour les Champignons, des ouvrages d'ensemble (FOSTER, 1949 ; HAWKER, 1950 ; LILLY et BARNETT, 1951) coordonnent utilement, pour le non spécialiste, les résultats acquis. L'excellente introduction du livre de FOSTER, bien que déjà ancienne, donne idée de l'importance des recherches sur le « *Mold metabolism* ».

Il n'en est pas de même pour les Bryophytes et pour les prothalles des Ptéridophytes dont le peu d'encombrement rend pourtant facile la culture *in vitro*. Pour les Hépatiques, cependant, FULFORD et ses collaborateurs ont entrepris récemment des recherches sur la nutrition en cultures pures conditionnées. ALLSOPP, HUBEL-PY, SOSSOUNTZOV effectuent des recherches analogues sur les stades jeunes des Filicinées.

La part consacrée aux Mousses est la plus réduite et l'intérêt qu'on leur manifeste semble plutôt décroître. Les travaux actuels qui se rapportent à leur culture, ou plus exactement à celle de leur protonema, sont sans doute les moins suivis, les moins systématiquement conduits, bien que ceux de SIRONVAL (1947) et de BOPP (1952 et suivantes) aient soulevé des problèmes ou apporté des résultats importants. Aucun traité général, aucune mise au point des connaissances sur la biologie et la physiologie des Mousses n'a paru depuis le *Manual of Bryology* de VERDOORN (1932), où le chapitre de Morphologie expérimentale, rédigé par BUCH, traite surtout des Hépatiques et le chapitre de Physiologie, rédigé par GARJEANNE, ne fait qu'une courte allusion aux cultures *in vitro*.

Source MNHN, Paris

Cependant, par leur facilité de culture et par leur plasticité, peu d'organismes incitaient à l'expérimentation comme les protonémas des Mousses et, en fait, un grand nombre de travaux anciens leur ont été consacrés. Dès 1823, CASSEBEER découvrait que l'aspect des filaments émis par la spore dépend non seulement de l'espèce mais des conditions extérieures, d'où il suit que, très vite, observation et expérimentation ont eu partie liée. Aussi, sous l'impulsion de CORRENS et surtout de GOEBEL, une série de publications, concernant principalement les jeunes stades protonémiques, virent le jour en Allemagne à partir du début du XX^e^ siècle, et l'on peut dire que l'étude des protonémas en culture y est devenue une sorte de tradition. La plupart des résultats relatifs à la physiologie et à la morphologie des protonémas de Mousses sont ainsi l'œuvre d'auteurs allemands ou de langue allemande. Actuellement, toutefois, il n'y a plus que BOPP qui, à ma connaissance, travaille dans ce sens.

Au contraire, après les expériences célèbres des frères MARCHAL (1906-1911) sur l'aposporie et la polyploïdie, la réalisation des premières cultures aseptiques de Mousses par BECQUEREL (1904-1906) et le long mémoire de SERVETTAZ (1913), il n'y eut plus aucune publication en langue française sur ces sujets jusqu'à celle de STRONVAL (1947). Ce dernier lui-même n'a d'ailleurs pas continué à expérimenter sur les Mousses. Quelques auteurs français (PLANTEFOL, DE VIRVILLE) ont étudié certains points de la biologie des Mousses, mais ils se sont adressés uniquement aux plantes feuillées et sans recourir aux cultures.

A part cela, on peut encore mentionner quelques travaux effectués aux États-Unis, tels ceux de ROBBINS (1918), S. L. MEYER (1940 et suivantes), GORTON et EAKIN (1957). En Angleterre, enfin, ALLSOPP et MITRA ont récemment entrepris la culture des protonémas de diverses Bryales.

Pas plus dans les recherches récentes que dans les anciennes, on ne trouve le maximum de précision réalisable au départ et en cours de culture. La plupart des auteurs font un ensemencement massif de spores, ou bien implantent un fragment de protonéma d'âge et de masse plus ou moins définis. Souvent les cultures ne sont pas faites aseptiquement. Les différences raciales de comportement sont négligées *a priori*. Presque jamais la température et l'éclairement ne sont fixés : on opère à la température ambiante et à la lumière du jour, qui sont évidemment variables. Il s'ensuit que les résultats énoncés sont parfois décevants, car ils sont difficilement reproductibles, et que les règles établies par un expérimentateur ne sont plus valables pour un autre.

Est-ce une raison pour abandonner la culture des Mousses ? Assurément non, et, pour savoir s'il s'agit d'un bon ou d'un mauvais matériel, il faut d'abord l'expérimenter dans des conditions précises. Mais une autre question se pose en premier lieu. La culture *in vitro* des Mousses permettra-t-elle de résoudre des problèmes particuliers à ce groupe ou de résoudre d'une manière plus facile des problèmes qui se posent également pour d'autres végétaux ? On peut répondre en principe que chaque groupe végétal a ses particularités et qu'aucun effort pour l'étudier n'est stérile. Toutefois, il est bon de récapituler les avantages et les inconvénients des Mousses comme objets de culture et les propriétés qui les rendent intéressantes.

Source MNHN, Paris

Il faut d'abord constater que les Mousses n'ont aucun intérêt agronomique et qu'aucun autre avantage utilitaire n'est à attendre d'elles, au moins pour le présent. Bien qu'elles se montrent parfois envahissantes dans les serres et dans les terrains maigres, elles ne sont pas assez nuisibles pour susciter un gros effort de recherche en vue de leur destruction. Leur intérêt ne peut donc être actuellement que de science pure.

Je n'insiste plus sur la nécessité des cultures pour la simple description des stades jeunes du développement ; la méthode la plus fruste, utilisant des milieux naturels, est la meilleure, pourvu que l'objet soit localisable et observable. Nos connaissances sont assez avancées sur ce point, même en ce qui concerne des genres ou des espèces plutôt difficiles à cultiver sur milieu synthétique (*Andreaea* par exemple). La primauté doit plutôt être donnée à l'aspect proprement expérimental des recherches.

La petite taille des Mousses, ainsi que de beaucoup d'Hépatiques, permet d'obtenir leur cycle de développement complet dans un espace restreint, donc en cultures pures et relativement faciles à conditionner. Certaines espèces de Mousses, au moins, sont d'une culture aisée tout au long de leur développement et, en fait, le développement complet de *Funaria hygrometrica* a déjà été obtenu en culture aseptique (Schweitzer, 1930). Malheureusement ce cycle est très long et, même dans des conditions très favorables (en serre, sur de la terre), il n'a pas été jusqu'ici abaissé au-dessous de 8 mois. C'est pourquoi les cultures *in vitro*, dont les points de départ sont la spore, une portion de protonéma, ou des fragments d'organes redonnant du protonéma, sont rarement poussées plus loin que l'apparition des nouvelles plantes feuillées.

La spore constitue un bon matériel pour l'ensemencement : elle est facile à prélever aseptiquement, et grâce à son assez grande taille, facile à prélever isolément. Dans les espèces monoïques, où toute la colonie de gamétophores issus d'une même spore (ou d'un même fragment d'organe) s'autoféconde, on obtient facilement un grand nombre de capsules contenant chacune des milliers de spores dont l'ensemble, génétiquement identique, constitue une souche pure. Malgré l'intervention d'une reproduction sexuée, on peut donc parler de clones quand il s'agit de tels ensembles. Par ailleurs, du point de vue des réserves dont elle est chargée, la spore a l'avantage d'être un matériel bien calibré, mieux calibré peut-être, et en tout cas moins complexe, qu'une graine de Spermatophyte.

Le protonéma s'étend en général, comme un mycélium de Champignon. S'il croît beaucoup moins vite que les hyphes, en revanche ses filaments sont beaucoup moins protéiformes dans leur détail ; ils paraissent obéir à des lois morphologiques plus strictes, ont un diamètre plus fort et une structure cellulaire plus facile à observer. Le protonéma, dans sa forme d'ensemble et dans sa rapidité de croissance, est toutefois très sensible aux influences extérieures et il n'est pas difficile d'encombrer la littérature scientifique à son sujet en décrivant, sans systématisation, toutes les modifications qu'il subit lorsque varient les conditions de culture.

Le passage du protonéma à physionomie algoïde au gamétophore (ou plante feuillée) à physionomie de plante supérieure marque une coupure morphologique bien tranchée dans l'évolution du gamétophyte, contrairement à ce qui a lieu chez les Hépatiques où le protonema est peu développé et passe souvent insensiblement à la forme thalline.

Source MNHN, Paris

Dans le déterminisme de la formation des bourgeons sur le protonéma n'intervient aucun phénomène nucléaire ; le processus de développement doit donc être sous la seule dépendance de facteurs nutritifs et hormonaux et son étude paraît accessible à l'expérimentation.

Des problèmes de nutrition et de croissance (autotrophie, corrélation) peuvent être abordés par la culture de jeunes sporogones isolés (Bold, 1940 ; Bopp, 1954).

Enfin, la prédominance de la phase gamétophytique, fait unique chez les végétaux terrestres assez évolués, rend les Bryophytes extrêmement précieux pour les recherches de génétique. Pour un sporogone hybride, par exemple, la dissociation des caractères dans les spores se transcrit visiblement et rapidement dans l'aspect du gamétophyte. Qu'il suffise de rappeler, à la suite des expériences de E. et E. Marchal, les beaux travaux de F. von Wettstein sur les Mousses, d'Allen sur les Hépatiques. Facilitée par la méthode des cultures *in vitro*, l'extension des études génétiques serait déjà une justification suffisante de cette méthode appliquée aux Bryophytes.

Comme le dit Garjeanne (*apud* Verdoorn), « la ressemblance physiologique des Mousses avec les plantes chlorophylliennes supérieures est si grande que le Bryologue intéressé par leur physiologie peut se tourner vers les manuels généraux de physiologie végétale ». Mais il n'en existe pas moins des particularités, qui se rattachent encore à l'expérimentation génétique. Je veux parler de la physiologie des protonémas et des gamétophores polyploïdes. Il est sûr que la mise au point des méthodes de culture *in vitro* permettrait d'enrichir nos connaissances sur ce sujet.

Il ne semble pas que les études du métabolisme fondées sur les mesures pondérales puissent avoir le protonéma des Mousses pour objet. Sa croissance est trop lente et sa différenciation assez grande entraîne une hétérogénéité fâcheuse. Il ne peut pas remplir l'office d'une masse de parenchyme, d'une culture de Levures ou de Chlorelles. Mais il n'est pas dit, *a priori*, que le protonéma, si influençable, ne soit particulièrement sensible à tel ou tel élément, à telle ou telle substance, et qu'il ne puisse servir comme détecteur ou comme objet-test, dont les changements de forme et la croissance spatiale peuvent être notés. La grande réactivité du protonéma aux petites variations des facteurs physiques ou chimiques, souvent gênante, deviendra peut-être une qualité précieuse le jour où l'on aura le moyen de donner une grande rigueur au conditionnement.

***

Ainsi, la culture *in vitro* des Mousses n'est pas à négliger et les recherches dans ce sens doivent être poursuivies. J'ai donc pensé qu'il serait utile de reprendre d'abord une étude de la germination et de la croissance du protonéma avec plus de précision qu'il n'a été fait jusqu'à présent, en particulier vis-à-vis des facteurs physiques souvent mal fixés (lumière et température), d'étudier la variabilité des résultats en elle-même, afin de la réduire autant que possible et, ce faisant, d'obtenir des données quantitatives sur les phénomènes étudiés. J'ai jugé utile aussi de choisir des conditions telles que la germination et la croissance soient rapides, car la réduction de la durée d'expérience diminue toujours les risques de contamination ou de variations accidentelles.

Source MNHN, Paris

J'ai choisi *Funaria hygrometrica* comme matériel de travail parce que cette espèce a déjà servi à quantité de recherches. D'autres se cultivent peut-être encore mieux et plus vite, mais le fait que celle-ci ait été utilisée par la majorité des expérimentateurs, même s'il traduit un certain esprit de routine, entraîne sur elle une concentration d'intérêt. La choisir encore permet plus de comparaison avec des résultats déjà obtenus.

Bien que je me sois limitée à une seule espèce, et aux premiers stades de son développement, je sais que ce travail, dont le sujet a été traité en extension, peut paraître superficiel et incomplet. J'espère seulement qu'il pourra servir de point de départ à des recherches plus approfondies dans différentes directions.

Germination et croissance sont des phénomènes distincts qui ne sont pas forcément influencés de la même manière par les mêmes facteurs. Les méthodes pour les étudier ne sont pas les mêmes. C'est pourquoi je diviserai l'exposé en deux parties, l'une ayant trait à la germination des spores, l'autre à la croissance et au développement du protonéma.

Si j'ai entrepris seule ces recherches, je n'en dois pas moins exprimer ma gratitude aux Maîtres qui, auparavant, m'ont aidée dans d'autres domaines : à M. le Professeur P. Nobécourt qui m'a initiée aux méthodes de cultures aseptiques et à M. le Professeur L. Plantefol, de qui je fus l'élève à l'École Normale Supérieure et que j'ai ensuite retrouvé lors d'un séjour, hélas trop bref, à son laboratoire.

J'ai plaisir également à remercier les professeurs qui, malgré l'éloignement, m'ont avec une grande complaisance conseillée et encouragée : MM. P. Chouard, J. Lavollay, Mme G. Hurel-Py, M. R. Buvat. Je remercie tout spécialement M. le Professeur Chouard, qui ne m'a pas ménagé son temps malgré les tâches écrasantes qu'il assume, et qui m'a fait l'honneur de participer à mon jury de thèse.

Au laboratoire de Grenoble, où j'ai effectué la presque totalité de mes recherches, je fus accueillie avec bienveillance par le professeur R. de Litardière, à la mémoire de qui je rends un respectueux hommage. La sympathie de mes collègues m'a été précieuse et j'évoque avec tristesse le souvenir de E. Doulat, si tôt disparu, dont l'amitié et l'enthousiasme communicatif m'ont beaucoup manqué par la suite.

Le personnel technique m'a aidée avec un entier dévouement et je tiens à remercier surtout Mlles A. Achilet et A. Fayollat pour le gros effort qu'elles ont fourni en assurant le travail de polycopie et de mise en pages du manuscrit.

J'ai bénéficié aussi des conseils de M. Reeb, professeur de mathématiques à l'Université de Grenoble. Je le remercie des entretiens qu'il m'a accordés. Ils m'ont permis d'entreprendre une étude statistique encore très sommaire, certes, mais que j'espère poursuivre avec son appui.

Enfin, si j'ai pu mener à bien ce travail, c'est en grande partie grâce à l'aide matérielle et morale que m'a apportée, ces dernières années, M. le Professeur P. Ozenda, actuel directeur du Laboratoire de Botanique de Grenoble. Il serait difficile de détailler ici tout ce que je lui dois et je ne peux que l'assurer de ma grande reconnaissance.

Source MNHN, Paris

# CHAPITRE PREMIER

# MATÉRIEL ET MÉTHODES

## 1. — Obtention des spores.

Bien que la presque totalité de mes expériences ait porté sur *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth., j'ai, en quelques occasions, comparé son comportement à celui d'autres espèces de Mousses récoltées dans les environs de Grenoble. Les remarques faites à ce sujet seront mentionnées lors de l'exposé des expériences.

La souche de Funaire que j'ai le plus utilisée vient des serres du Laboratoire de Grenoble, où cette Mousse peuple spontanément le terreau des pots ou des tablettes. En outre, des capsules provenant de lieux assez divers ont été récoltées par moi ou m'ont été obligeamment envoyées. Une fois sèches, les capsules ont été conservées au Laboratoire dans des sacs de cellophane, sans précautions spéciales.

Certaines cultures ont été faites directement à partir des spores produites par ces colonies spontanées. Mais j'ai aussi constitué des souches pures (ou clones) ayant chacune pour origine une culture monospore. Celles-ci ont été obtenues comme suit :

Le semis monospore est effectué sur milieu gélosé stérile et la culture est maintenue, dans l'enceinte climatisée, jusqu'à production de gamétophores sur le protonéma. Elle est alors repiquée sur un mélange de tourbe et de terreau stérilisé à l'autoclave (3/4 h à 120°) et contenu dans un pot à fleurs de 12 cm de diamètre.

Le pot, recouvert de cellophane, est mis dans une cuvette avec un fond d'eau de 3 ou 4 cm de haut. Les cultures séjournent pendant l'hiver en serre chaude et pendant l'été en serre froide, à l'abri des rayons solaires directs mais avec un éclairement aussi fort que possible. Lorsque le gazon de la Mousse a recouvert toute la surface de terre et que les gamétophores ont formé des organes reproducteurs, la cellophane est enlevée et les cultures sont arrosées par dessus, afin de permettre la fécondation. Puis, quand les sporogones commencent à jaunir, on s'abstient d'arroser et on maintient l'humidité seulement par absorption de l'eau du bac. Ceci permet d'éviter l'ouverture des capsules et on les récolte operculées à l'état mûr, de sorte que leur stérilisation est facile.

D'après Grimme (1903) et Patschowsky (1928), l'époque de maturité des sporogones dans la nature, en Europe centrale, serait de juillet à octobre ; les spores germant au printemps suivant donneraient des gamétophores fertiles en automne, et les sporogones se développeraient et mûriraient l'année d'après. Il semble que cela se passe ainsi dans des pays à hiver froid. Mais dans les pays méditerranéens, en Corse par exemple, j'ai plusieurs fois trouvé des sporogones mûrs ou presque mûrs en avril, ce qui doit correspondre à un développement plus rapide.

En serre, les Funaires ne présentent pas de cycle saisonnier et l'on trouve, parmi les colonies spontanées, tous les stades de développement à la fois, pour peu que des surfaces de terre neuve soient fréquemment offertes.

Pour les cultures pures effectuées, on voit que la durée du cycle dépend

Source MNHN, Paris

de la race ; par exemple pour deux souches dites SF et AD, dont quelques spores ont été semées le 30 décembre, la récolte des capsules mûres de SF a été faite en fin juillet, soit au bout de 7 mois, tandis qu'avec AD elle a eu lieu en fin septembre, soit au bout de 9 mois. On sait, d'après VON WETTSTEIN (1924), qu'il existe un couple de caractères allélomorphes : « *accelerata* » ou « *schnellfruchtend* », et « *retardata* » ou « *langsamfruchtend* » déterminant respectivement la vitesse plus grande ou moins grande du développement.

La durée du cycle dépend aussi de la date du semis. Par exemple, une culture de SF débutée le 23 juin a présenté des sporogones mûrs 10 mois plus tard, au lieu de 7 dans le cas précédent. Cela tient manifestement aux conditions de lumière et de température différentes.

La méthode employée devrait permettre d'éviter la culture simultanée de Funaires indésirables, issues de spores transportées par les courants d'air, ou même de cellules protonémiques véhiculées par les petits animaux (1). En fait, les contaminations doivent parfois se produire, malgré la présence d'un couvercle de cellophane, ainsi qu'en témoigne le peuplement spontané de pots de contrôle non complantés : j'y ai constaté la présence, au bout de 5 mois, de quelques protonémas porteurs de tiges feuillées encore à l'état végétatif. Mais à ce moment, la fécondation a déjà eu lieu chez les Funaires cultivées exprès. Les contaminations se manifestent donc tardivement et l'on peut compter que la culture repiquée a une avance suffisante pour occuper le terrain et empêcher la croissance des autres protonémas, ou au moins pour supprimer les risques de croisement.

Théoriquement, dans le cas où l'on veut cultiver une race de Funaire lente et mal adaptée au milieu qui lui est offert, on peut envisager que des Funaires provenant de contaminations puissent supplanter la culture ou coexister avec elle. Car ces Funaires spontanées appartiennent sûrement à des races vigoureuses à évolution rapide : dans les serres qu'elles infestent littéralement (2) et où il y a à chaque instant des surfaces neuves à peupler, une sélection sévère a déjà dû jouer.

En conséquence, pour obtenir plus sûrement des cultures pures, il faudrait opérer dans une enceinte spéciale, tenue dans des conditions de propreté particulières et d'où les Mousses seraient éliminées dès la maturité de leurs capsules. En l'absence de cette installation dont je n'ai pu bénéficier, certaines souches que j'ai obtenues par culture ne pouvaient être garanties comme pures sans vérification. Cependant, la ressemblance de forme des capsules, l'homogénéité de comportement entre les spores d'une même récolte, la conformité des protonémas entre eux et avec le protonéma-parent militent en faveur de la pureté génétique. J'ai vérifié une telle uniformité pour les souches dont les dénominations et les origines vont être données.

Dans la liste suivante, j'indique, dans l'ordre alphabétique, les abréviations par lesquelles seront désignés désormais les lots de Funaires utilisés. Un lot originel, provenant d'une récolte faite sur un peuplement spontané, sera affecté de l'indice 0. La souche pure obtenue à partir d'une spore d'un des lots aura la même dénomination que ce lot, mais sans indice.

(1) VON WETTSTEIN a signalé le rôle des limaces dans le transport de fragments de feuilles ou de protonéma.

(2) En particulier dans la serre froide de l'Institut de Botanique où se font les semis de Phanérogames vivaces, lentes à germer, qui excluent toute possibilité de désherbage.

Source MNHN, Paris

Dans certains cas, la souche pure vient d'un lot constitué d'un grand nombre de capsules et sur lequel j'ai aussi expérimenté directement. Dans d'autres cas, le lot originel se réduisait à une ou deux capsules prélevées sur des échantillons d'herbier, et j'ai seulement cultivé quelques protonémas dont l'un a servi à établir la culture pure. Dans d'autres cas, enfin, le lot originel a été seul utilisé et je n'en ai pas tiré de souche pure. Ces trois éventualités sont explicitées dans l'énumération : désignation du lot originel et de la souche pure, ou du lot originel seul, ou de la souche pure seule. La désignation est suivie des indications de provenance (lieu de récolte, éventuellement altitude et station, date de la récolte, nom du collecteur).

D — Environs d'Abelboden, Oberland (Suisse), Alt. 1.700 m. Juillet 1952. *Leg.* C. E. B. Bonner.

$G_0$ — Pente sud-est de l'Aigoual (Gard), Alt. 900 m. Place à feu. Juillet 1952.

AD — Vallée d'Anzeindaz, Vaud (Suisse), Alt. 1.100 m. Juillet 1952. *Leg.* C. E. B. Bonner.

F — Entrée de la Grotte des Trois-Frères, près de Foix (Ariège), Alt. 450 m. Avril 1952. *Leg.* C. E. B. Bonner.

Plateau d'Assy (Haute-Savoie). Alt. 1.100 m. Petite louffe au pied d'un rocher calcaire. Décembre 1956.

$H_0$-ATH — Athènes (Grèce). Terrain vague dans la ville. Avril 1956.

I — Belle-Ile-en-Mer (Morbihan). Lande incendiée. Juin 1956.

C — Porto (Corse). Emplacement de foyer au bord du maquis. Mars 1951.

Bois de Frasne (Doubs), Alt. 800 m. Place à feu à l'orée du bois. Août 1957. *Leg.* G. Clauzade.

Environs de Finhaut (Vaud, Suisse). Alt. 1.700 m. Août 1949. *Leg.* C. E. B. Bonner.

SF-G — Gif-sur-Yvette (Seine-et-Oise). Ancien foyer dans un bois de Châtaigniers. Octobre 1956.

Méolans (Basses-Alpes), Alt. 980 m. Bois de Pins sylvestres. Août 1951. *Leg.* G. Clauzade.

$SF_0$ R — Mont Rachais, près de Grenoble (Isère), Alt. 850 m.

$SF_0$-SF — Serre froide de l'Institut de Botanique de Grenoble (Isère). 1952.

$T_0$ — Environs de Tunis (Tunisie). 1955. *Leg.* A. Labbe.

$TSJ_0$-TSJ — Sedjenane (Tunisie). 1955. *Leg.* A. Labbe.

$TSO_0$ — Sidi Otsman-el-Haddad (Tunisie). Mai 1957. *Leg.* A. Labbe.

$V_0$ — Environs de Claix, Vercors (Isère), Alt. 700 m. Juin 1956. *Leg.* R. Ruffier Lanche.

On remarquera que cette liste comprend des Funaires provenant de régions méditerranéenne (AIG, AR, ATH, C, T, TSJ, TSO) et atlantique (BI), les autres étant d'origine continentale et surtout montagnarde.

Pour les lignées pures SF et TSJ, deux générations successives ont été employées. Pour les autres, je n'ai utilisé que la première génération.

Une étude biométrique sommaire ne m'a pas permis de dégager des proportions foliaires distinctives de diverses races.

Dans certains cas (G, AD), les paraphyses sont « perlées », c'est-à-dire qu'elles possèdent une file de 4-5 cellules terminales arrondies (caractère *perlartig* » de von Wettstein). Dans certains autres cas (C), elles sont « en massues », c'est-à-dire avec 2-3 cellules terminales allongées (caractère « *Keulenartig* », allèle du précédent). Mais souvent les caractères sont moins nets.

Les capsules sont longues chez ATH, courtes et relativement épaisses chez F, AD, SF (pl. I, fig. 1). L'opercule est large et plat chez ATH,

Source MNHN, Paris

avec un diamètre moyen de 0,80 mm ; petit et plutôt proéminent chez SF, avec un diamètre moyen de 0,68 mm ; petit et très mucroné chez G.

Les diamètres moyens des spores pour les diverses souches varient entre 14,5 et 18 µ, c'est-à-dire qu'ils sont supérieurs à la moyenne que VON WETTSTEIN a trouvée pour le caractère « *microspora* ».

Les races naturelles étudiées par VON WETTSTEIN avaient n = 14 chromosomes. Je n'ai pas fait de numérations chromosomiques sur mes souches. Mais on sait (VAARAMA, 1955) qu'il y a des races sauvages à n = 28 et des races, existant peut-être seulement en serre, à n = 14 chromosomes. On ne trouve pas, entre ces races naturelles, des différences de tailles cellulaires analogues à celles qu'on observe lors de la polyploïdie expérimentale.

Aucune des plantes que j'ai employées ne correspond à une des variétés distinguées par les systématiciens (voir MONKEMEYER, *in* RABENHORST's Kryptogamen Flora).

## 2. — Milieux de culture.

On pourrait presque dire : autant d'auteurs qui ont cultivé des Mousses, autant de milieux de culture employés. Les milieux sont divers en effet, tant par leur composition chimique que par l'excipient neutre (sable, papier filtre, gélose) qui sert de support. Ce n'est pas parce que chaque espèce réclame un milieu spécial. Cela veut dire au contraire que les Mousses habituellement utilisées dans les expériences ne sont pas exigeantes quant au milieu de culture, à tel point qu'il peut être difficile de déceler leurs préférences entre certaines limites. Les auteurs choisissent généralement un milieu après quelques essais préliminaires, ou adoptent d'emblée une formule déjà employée lors de travaux antérieurs concernant la culture des Mousses ou même d'autres végétaux.

### 1° COMPOSITION CHIMIQUE DES SOLUTIONS NUTRITIVES.

Les tableaux 1 et 2 indiquent respectivement la teneur pondérale en éléments et la teneur en milli-ions-grammes de quelques-unes des solutions minérales utilisées jusqu'ici, en particulier pour les cultures de *Funaria*.

Le milieu d'El. et Em. MARCHAL (1907, p. 769), qui a servi pour leurs expériences célèbres sur l'hérédité du sexe chez les Mousses polyploïdes, a été choisi ensuite par SERVETTAZ (1913), BROWN (1919), SIRONVAL (1947). PRINGSHEIM a modifié à plusieurs reprises une solution qu'il avait d'abord employée lui-même pour les cultures d'Algues. Plusieurs auteurs (FRIES, 1945, FITTING, 1950) se sont servi de l'une ou l'autre de ses formules. C'est celle employée par FRIES que j'ai reportée sur les tableaux. VON WETTSTEIN (1924), au cours de ses recherches sur la génétique des Mousses, et MEYER (1939 et suivantes) ont effectué les cultures sur la solution de Benecke. SCHWEITZER (1930) s'est servi de la solution de Detmer. L'un des liquides de Knop formulés ici (Knop I) est celui que DENING (1929), OBERHEIDT (1931), GAUSE (1931), WOESLER (1933), puis BOPP (1952) ont adopté, tandis que HUREL-PY (1948) utilise le Knop modifié pour la culture des tissus végétaux (Knop II du tableau).

Étant donné les différences de concentrations globales et de concentrations relatives des éléments et des ions entre ces solutions, le choix

Source MNHN, Paris

**Tableaux 1 et 2. — Composition de quelques milieux employés pour la culture des Mousses.**

1. — Teneur en sels, en grammes par litre de solution.

| Milieux | A | Benecke | Detmer | Knop I (Bopp) | Knop II (culture de tissus) | Marchal | Pringsheim (Fries) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Concentration totale en g/l | 1,5 | 0,5 | 0,875 | 1,75 | 0875 | # 3 | 1,68 |
| $NO_3K$ | — | — | — | — | 0,125 | — | 1 g |
| $NO_3NH_4$ | 0,5 | 0,2 | — | — | — | 1 | — |
| $(NO_3)_2Ca, 4H_2O$ | 0,25 | — | 0,5 | 1 | 0,5 | — | 0,12 |
| $SO_4K_2$ | 0,25 | — | — | — | — | 0,5 | — |
| $SO_4Ca, 2H_2O$ | — | — | — | — | — | 0,5 | — |
| $SO_4Mg, 7H_2O$ | 0,25 | 0,1 | 0,125 | 0,25 | 0,125 | 0,5 | 0,24 |
| $PO_4H_2K$ | 0,20 | 0,1 | 0,125 | 0,25 | 0,125 | — | 0,12 |
| $PO_4HNa_2, 2H_2O$ | 0,05 | — | — | — | — | — | — |
| $PO_4H_2NH_4$* | — | — | — | — | — | 0,5 | — |
| $ClK$ | — | — | — | 0,25 | — | — | — |
| $Cl_2Ca$ | — | 0,1 | — | — | — | — | — |
| $Cl_2Mg, 6H_2O$ | — | — | 0,125 | — | — | — | — |
| $(SO_4)_3Fe_2$ | — | — | — | traces | — | 0,02 | — |
| $Cl_3Fe, 6H_2O$ | 0,001 | traces | traces | — | 0,01 | — | traces |
| Elements oligodynamiques | + | — | — | — | + | — KOH* | — |

II. — Teneur en milli-ions-grammes par litre de solution.

| Milieux / ions | A | Benecke | Detmer | Knop I (Bopp) | Knop II (culture de tissus) | Marchal | Pringsheim |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $NO_3$ | 8,4 | 2,5 | 4,2 | 8,5 | 5,4 | 12,5 | 12,9 |
| $SO_4$ | 2,4 | 0,4 | 0,5 | 1,0 | 0,5 | 7,8 | 1,0 |
| $PO_4$ | 1,8 | 0,7 | 0,9 | 1,8 | 0,9 | 4,3 | 0,9 |
| K | 4,3 | 0,7 | 0,9 | 5,2 | 2,1 | 5,6 + x | 12,8 |
| $NH_4$ | 6,2 | 2,5 | — | — | — | 16,8 | — |
| Ca | 1,1 | 0,9 | 2,1 | 4,2 | 2,1 | 2,9 | 0,5 |
| Mg | 1,0 | 0,4 | 1,1 | 1,0 | 0,5 | 2,0 | 1,0 |

(*) E. et E. Marchal n'ont pas précisé de quel phosphate d'ammonium il s'agit, ni la quantité de potasse utilisée pour neutraliser.

Source MNHN, Paris

d'une formule pouvant servir de base et de point de départ pour les recherches comporte une large part d'arbitraire, même après tous les travaux consacrés à la culture des Mousses. Il est donc permis de se laisser guider, dans une certaine mesure, par des raisons de commodité. La formule que j'ai appelée A dérive du milieu de Marchal avec les modifications suivantes :

1° la concentration globale a été diminuée, à la suite de quelques expériences préliminaires ;

2° le sulfate de calcium a été supprimé parce que c'est un sel difficile à dissoudre. Le calcium a été donné sous forme de nitrate ;

3° le phosphate d'ammonium (dont la formule n'est d'ailleurs pas précisée dans le milieu de Marchal) a été remplacé par un mélange-tampon des phosphates monopotassique et disodique qui donne pour la solution un pH initial de 5,8. Ce pH tombe à 5,6 après la stérilisation, quand on emploie l'agar Noble (voir chap. XII).

Dans la solution de Marchal, le pH est amené à neutralité par addition de potasse ; mais selon que la neutralisation est effectuée avant ou après stérilisation, avec un milieu gélosé ou non, la quantité de potasse nécessaire doit varier. Les auteurs qui ont employé le milieu de Marchal n'ont pas donné de précisions à ce sujet.

4° Comme je me suis servi des produits les plus purs du commerce (qualité R. P. des Établissements Prolabo) et d'une gélose relativement pure, j'ai ajouté, au lieu du seul sel de fer, un mélange de sels qui correspond à la solution oligodynamique de Heller (1933), dépourvue toutefois de nickel et d'aluminium ; soit, en mg par litre :

| | |
|---|---|
| $Cl^3Fe$, 6 $H^2O$ | 1 |
| $SO^4Zn$, 7 $H^2O$ | 1 |
| $BO^3H^3$ | 1 |
| $SO^4Mn$, $H^2O$ | 0,1 |
| $SO^4Cu$, 5 $H^2O$ | 0,03 |
| IK | 0,01 |

Des expériences comparatives, sur lesquelles je reviendrai, ont montré que le protonéma s'accroît plus vite au début sur le milieu A que sur les milieux de Marchal, Pringsheim et Knop I. Par contre, le milieu A devient seul nocif (par absorption sélective des ions $NH^{4+}$ et acidification corrélative) au bout d'un certain temps.

J'ai alors expérimenté un milieu B qui diffère de A uniquement par la suppression du nitrate d'ammonium. Sur ce milieu, la croissance en surface et le développement sont plus rapides que sur les autres et il ne devient pas nocif.

Étant donné la différence de comportement du protonéma sur A et sur B, j'ai employé concurremment les deux formules lorsqu'il s'est agi d'étudier les phénomènes de croissance et l'influence de différents facteurs, afin de discerner dans quelle mesure les résultats obtenus dépendaient d'une composition particulière du milieu ou pouvaient être plus ou moins généralisés.

Pour l'étude de la germination, j'ai opéré avec le milieu A seul pris comme milieu standard, sa composition chimique initiale convenant bien.

Les solutions sont faites au moment de l'emploi, à partir de solutions-

Source MNHN, Paris

mères à 1 % de chaque sel séparé. Pour les oligo-éléments, toutefois, ul le perchlorure de fer est conservé à part, en solution à $10^{-4}$ ; les autres ligo-éléments sont mélangés à des concentrations telles qu'il faille 10 cm³ u mélange par litre de solution nutritive A ou B.

Les solutions-mères sont conservées au frigidaire, dans des flacons Erlenmeyer en Pyrex, bouchés et capuchonnés de cellophane imperéable. Elles sont rejetées dès qu'il s'y manifeste un signe de containation.

L'eau employée est toujours de l'eau redistillée dans le verre Pyrex. s flacons et autres récipients sont, après lavage, rincés plusieurs fois l'eau distillée et redistillée. Les flacons sont bouchés avec du coton drophile entouré de gaze.

### Milieu liquide.

Les Funaires sont des Mousses terrestres et leur culture sur milieu quide n'est pas conforme à leur biologie. On sait d'ailleurs que si la oissance du protonéma s'effectue assez bien dans une solution nutrie, les bourgeons, par contre, s'y forment difficilement. L'avantage milieu liquide est de permettre les mesures pondérales, mais je n'ai s, ici, envisagé la croissance sous cet angle. Un de ses inconvénients de ne pas permettre l'étude des cultures dans l'espace et d'escamoter variété des formes de croissance que peut présenter le protonéma. somme, l'étude en milieu liquide est peu intéressante du point de morphologique.

Un autre inconvénient est qu'on ne peut y suivre la croissance d'un al et même filament protonémique ni effectuer un repérage quelconque us le protonéma.

En ce qui concerne la germination, elle se produit aisément à la surface s solutions nutritives sur lesquelles les spores flottent en majorité. ais à la moindre oscillation du niveau, certaines sont abandonnées r les parois du récipient où elles peuvent se dessécher. Reprises ensuite r le liquide et prélevées avec les autres pour le dénombrement des minations, elles peuvent fausser les pourcentages.

J'ai donc utilisé les milieux liquides dans quelques cas seulement, et pour comparaison avec les milieux solides.

Pour les études de germination, les spores sont répandues à la surface d'une boîte de Pétri contenant la solution, et on évite toute agitation de la boîte. Lors d'un prélèvement, il suffit d'amener au contact du liquide une lamelle maintenue horizontalement avec des pinces fines. La goutte qui adhère à la face inférieure de la lamelle contient des spores et il n'y a plus qu'à poser cette dernière sur une lame pour effectuer les numérations au microscope.

### 3° Milieu solide.

La difficulté réside dans le choix de l'excipient auquel la solution doit être incorporée pour obtenir un substrat rigide. Le sable siliceux convenablement lavé a été employé pour les cultures de Mousses par certains auteurs (dont Patschowsky dans ses recherches sur la nutrition) car il peut être considéré comme sans action chimique. Mais il ne permet que très mal l'observation du protonéma dont une partie, enfoncée dans le milieu, est invisible. L'observation directe des filaments au micros-

Source MNHN, Paris

cope est aussi exclue. Le papier filtre sans cendre, le *fiber-glass*, et les flotteurs de verre tels ceux employés par Sossountzov ne conviennent pas, pour les mêmes raisons ; d'ailleurs il s'agit là de maintenir la culture près de la surface d'un milieu liquide plutôt que de cultiver sur milieu solide.

Seules repondent aux conditions exigées ici les substances formant un gel transparent et ne jouant aucun rôle du point de vie chimique vis-à-vis de la plante. Elles se reduisent pratiquement à la silice colloïdale et à la gelose, qui ne sont pas non plus parfaites.

a) *Gel de silice.* Je ne m'en suis servi que pour comparer certains résultats à ceux qu'on obtient avec la gélose. Les expériences ont été faites en milieu purement minéral et je n'ai pas cherché à opérer en conditions rigoureusement aseptiques. Celles-ci peuvent d'ailleurs être réalisées en prenant quelques précautions supplémentaires.

La préparation du gel est assez délicate. Elle a été faite suivant la méthode classique, améliorée par Daste et Heller (1951) :

— Préparation : Solution d'acide chlorhydrique : 14 cc d'acide pur (d = 1,19) dans 86 cc d'eau bidistillée. Solution de silicate de sodium : 25 cc de solution commerciale (d = 1,33) dans 75 cc d'eau.

Après un essai préliminaire pour vérifier la qualité du gel, et au besoin rectifier légèrement les proportions du mélange, on verse en totalité la solution de silicate dans la solution d'acide ; on agite et on répartit le mélange dans les boîtes de culture.

Chaque boîte de Pétri reçoit 12 cc de gel. Après la prise, les boîtes sont mises dans des cristallisoirs très propres (lavés avec un mélange sulfochromique) où elles séjournent de 12 à 20 h en présence d'eau bidistillée renouvelée plusieurs fois. Le lavage est arrêté lorsque quelques cm³ d'eau pure laissés 1 heure en contact avec le gel ne donnent plus la réaction des chlorures. Les boîtes sont alors égouttées.

S'il s'agit d'employer un milieu nutritif, la solution est faite à concentration double de celle désirée. Puis on en verse 12 cc dans chaque boîte et on laisse diffuser 24 heures. Après décantation, on place les boîtes ouvertes sous une lampe à ultra-violet pour stériliser la surface.

b) *Gélose.* La préparation du milieu gélosé n'offre aucune difficulté. La gélose en quantité voulue est stérilisée avec la solution nutritive à l'autoclave à 115°-120°. Mais le problème du lavage préalable de la gélose ou du choix de sa qualité est important, à cause des impuretés que peut contenir cette substance et qui agissent notablement sur la croissance des protonémas. Aussi m'a-t-il paru nécessaire d'y consacrer une étude spéciale et j'en parlerai au cours de l'exposé du travail expérimental.

Pour l'usage courant, afin d'éviter des manipulations fastidieuses, je me suis servi du « *Noble agar* » de la firme Difco (U.S.A.), qui est une gélose en granulés fins, ayant subi une purification industrielle par lavage assez poussé, de sorte qu'on peut l'employer directement. J'ai choisi, pour les conditions standard de culture, la concentration de 12 g par litre de milieu.

Dans quelques expériences, j'ai comparé le « *Noble-agar* » au « *Purified-agar* » et au « *Bacto-agar* » Difco ainsi qu'à la gélose ordinaire en fibres ou en granulés.

Source MNHN, Paris

Le « *Purified-agar* » est obtenu par purification du « *Bacto-agar* », qualité de gélose employée pour les usages courants de la Bactériologie, et qui a déjà été débarrassée partiellement des pigments et autres substances étrangères. « C'est le *Bacto-agar* lavé successivement à l'eau de source, à l'eau distillée, à la pyridine, à l'eau distillée et à l'alcool, afin d'éliminer les sels solubles, les composés azotés et les vitamines. Il est préparé selon le procédé de BEADLE décrit par BRAUN ». (Renseignements donnés par les Établissements DIFCO.)

### 3. — Récipients de culture.

Les boîtes de Pétri sont les seuls récipients qui permettent de contrôler l'ensemencement sous la loupe binoculaire. Elles seules conviennent donc pour les cultures sur milieu solide faites à partir d'un nombre déterminé de spores. Grâce à leur couvercle plan, l'éclairement de la surface utilisée est homogène et les mesures de diamètre de protonemas peuvent être effectuées sans ouvrir la boîte. Pour la prise de photographies en cours de croissance ou l'observation microscopique, le couvercle est momentanément remplacé par une plaque de verre dont la planéité est plus rigoureuse.

Le gros inconvénient des boîtes de Petri est la fréquence des contaminations qui s'y produisent. Le couvercle ne joint jamais très bien avec les bords de la boîte, ce qui est d'ailleurs nécessaire pour l'aération. Puisque les échanges gazeux se font par simple diffusion entre l'atmosphère de la boîte et l'extérieur, le risque de contamination est faible. Mais si la température ambiante fluctue d'une manière assez rapide pour qu'il se crée des écarts entre les atmosphères intérieure et extérieure, les aspirations d'air qui s'ensuivent peuvent faire pénétrer, dans la boîte, des spores étrangères. Les infestations de cette sorte se reconnaissent au fait qu'elles se produisent presque toujours au voisinage des parois de la boîte.

L'égalité de température est donc une condition du maintien de l'asepsie des milieux.

Les boîtes de Pétri standard que j'ai employées sont des boîtes en Pyrex dont le couvercle a 6 cm de diamètre. Elles conviennent aux cultures monospores, l'inoculation se faisant au centre de la boîte. C'est seulement par exception que je les ai ensemencées avec plus d'une spore. Le fait d'inoculer une seule spore par boîte, opération rapide, diminue beaucoup les risques de contamination en cours d'ensemencement.

Le diamètre de 6 cm est trop faible pour qu'on puisse suivre pendant longtemps la croissance du protonéma sur les milieux qui favorisent son extension superficielle rapide, car alors les filaments atteignent les parois de la boîte en moins d'un mois. Mais ceci est un inconvénient mineur puisque je n'ai pas poursuivi l'étude du développement au delà du stade de la formation des gamétophores. L'emploi de plus grandes boîtes est exclu pour des raisons d'encombrement lorsqu'on opère sur un assez grand nombre de protonémas dans la même expérience.

Pour les expériences de courte durée (celles portant sur la germination) 15 cm³ de milieu par boîte suffisent. Pour les autres, les boîtes en reçoivent chacune 22 à 23 cm³. Le niveau de la surface arrive ainsi à 2 ou 3 mm du bord de la boîte. Cette proximité du couvercle permet l'examen ulté-

Source MNHN, Paris

rieur du protonema aux faibles grossissements du microscope, sans qu'on ait besoin de découvrir la boîte. Le volume est suffisant pour que l'évaporation ne change pas notablement la concentration en cours de culture. Il est insuffisant, toutefois, pour éviter les modifications nocives que le protonema peut faire subir à certains milieux par sa propre activité.

### 4. — Ensemencement.

J'ai utilisé deux procédés d'ensemencement selon les phénomènes qu'il fallait étudier.

1° Un ensemencement massif, mais aussi régulier que possible, pour l'étude de la germination. Dans ces expériences qui ne durent que quelques jours au maximum, il n'est pas nécessaire de pousser très loin les précautions d'asepsie, sauf pour les cultures sur milieux contenant un sucre.

Le contenu d'une capsule, ou parfois de plusieurs, est répandu dans une boîte de Pétri vide de 6 cm de diamètre. Après étalement des spores par secouage et éventuellement retournement de la boîte, une certaine quantité de spores adhère au couvercle ; celui-ci est alors transporté sur la boîte à ensemencer, et on fait tomber les spores en donnant sur le couvercle des chocs brusques. L'opération peut être recommencée plusieurs fois et, selon l'abondance du contenu capsulaire, on peut, avec une capsule, ensemencer de 3 à 5 boîtes.

On contrôle ensuite, à la loupe binoculaire, si la densité et la répartition des spores sont satisfaisantes.

2° Ensemencement monospore ou bien avec un nombre de spores déterminé pour l'étude du protonéma. Ici une asepsie complète doit être réalisée et il est nécessaire de procéder rapidement.

J'ai opéré dans une cabine d'ensemencement dont les parois et le carrelage sont fréquemment lavés à l'eau de Javel. Avant la mise en culture, l'atmosphère est stérilisée par une lampe à rayons ultra-violets (lampe germicide Philips TUV 25 à vapeur de mercure).

Dans toute la série des boîtes à ensemencer, on commence par pratiquer dans la gélose, avec une aiguille de verre, des trous-repères près des endroits où l'on veut placer une spore. L'ensemencement se fait à l'aide de deux binoculaires rangés côte à côte. Sur l'un d'eux, on place une boîte de Petri qu'on découvre et qu'on observe au grossissement 36 ; le trou-repère facilite la mise au point sur la surface gélosée. Sur la platine de l'autre binoculaire est posée une lame de verre flambée sur laquelle on a répandu une partie du contenu d'une capsule. Celle-ci a été au préalable stérilisée par séjour de quelques minutes dans l'alcool. Certains auteurs (par exemple Senvettaz) considèrent que l'alcool pénètre facilement dans les capsules et que l'on ne peut opérer qu'un passage rapide dans ce liquide. Du moment que la capsule est mûre et bien operculée, ce danger n'existe pas et j'ai pu laisser séjourner des capsules mûres pendant une ½ heure dans l'alcool sans que les spores soient altérées. Les spores, observées au grossissement 140, sont manipulées avec un cheveu taillé en biseau et monté sur une tige de verre ; le grossissement employé est assez fort pour permettre une prise facile de chaque spore, qu'on transporte ensuite sur la surface à ensemencer. Le faible grossissement utilisé avec le premier binoculaire permet d'avoir un champ plus vaste et de surveiller plus facilement l'approche du cheveu de la

Source MNHN, Paris

rface gélosée. Avec de l'habitude, le prélèvement et la mise en place une spore ne durent guère plus d'une demi-minute. Comme la boîte Pétri est ouverte pendant ce temps, il est bon de coiffer le binoculaire la porte avec une plaque semi-rigide de plastique transparent, percée deux trous pour le passage des oculaires ; la boîte est ainsi mise à bri des mouvements de l'air provoqués par les manipulations. Quant la lame sur laquelle se trouvent les spores, elle peut rester découverte ut le temps de la mise en culture, car il y a peu de chance qu'un agent contamination tombe juste au voisinage d'une spore choisie. En fait, n'ai que rarement constaté d'infestations qui puissent être rapportées une contamination lors de l'ensemencement.

Il faut cependant signaler une difficulté que j'ai rencontrée à certaines oques, surtout en hiver : les phénomènes électrostatiques peuvent uer d'une manière désagréable. Les spores sont alors difficiles à saisir il arrive même qu'elles fuient littéralement par bonds à l'approche cheveu. Dans ce cas, j'ai remplacé celui-ci par une petite boule de rre. Inversement, les spores peuvent être attirées par la surface gélosée tomber prématurément, loin du point où elles devaient être posées. and de tels accidents arrivent et qu'il faut répéter l'ensemencement, doit, par la suite, enlever les protonémas surnuméraires dès qu'ils manifestent à l'œil nu.

### 5. — Chambre de culture.

Les cultures ont été faites dans une enceinte climatisée réservée à effet et placée elle-même dans un laboratoire. Il s'agit (fig. 1) d'une tite chambre munie d'une porte d'entrée et ayant pour dimensions térieures 1,70 m de long, 1,20 m de large et 2 m de haut. Les quatre ôtés verticaux sont formés d'une double paroi isolante (isorel à l'extérieur, bro-ciment à l'intérieur et laine de verre dans l'intervalle). Le plafond, libro-ciment, supporte le dispositif d'éclairage (L). Il présente, ainsi le le haut des parois verticales, des ouvertures (A) destinées à évacuer ne fraction de la chaleur produite par les lampes. Cette partie supérieure t séparée du reste par un châssis vitré (Ch) situé à 20 cm au-dessus du afond. Les vitres sont simplement posées sur le cadre métallique, in qu'on puisse les enlever pour atteindre les lampes. Le châssis a our but de protéger la chambre de culture contre l'évaporation et ontre les poussières ou insectes venant du dehors ; il arrête également ne partie de la chaleur rayonnant du plafond. Toutes les parois internes le la chambre sont revêtues d'une peinture laquée blanche.

L'éclairage est assuré par 1 couples régulièrement espacés de tubes luorescents Clarel du type « lumière du jour » (LF 40-7.000°K). Ils donnent une lumière presque aussi riche que la lumière solaire en radiations de faible longueur d'onde, mais très pauvre en radiations rouges (fig. 2). Cette lumière convient bien pour la croissance du protonéma et des gamétophores des Funaires. Toutefois, je n'ai pas étudié sur ces Mousses l influence de la composition spectrale et il se peut que d'autres qualités e tubes luorescents soient plus favorables (1).

(1) Selon Listowski (1927), les préférences des Mousses pour telles ou telles longueurs onde varient suivant l'espèce. Elles varient aussi, pour une même espèce, suivant le hénomène considéré (germination, division cellulaire...). Le problème est donc complexe.



Source MNHN, Paris

Une résistance électrique (fig. 1, RR) souple et isolée, du type fabriqué pour les couvertures chauffantes, longe le bas des parois de la chambre sur un demi-périmètre, et est reliée à un thermostat. Je n'ai d'abord disposé que de ce moyen de régulation de sorte que, pour la température de 21-25°, habituellement choisie dans les expériences, la chambre était inutilisable dès que la température ambiante dépassait 21°. Par la suite,

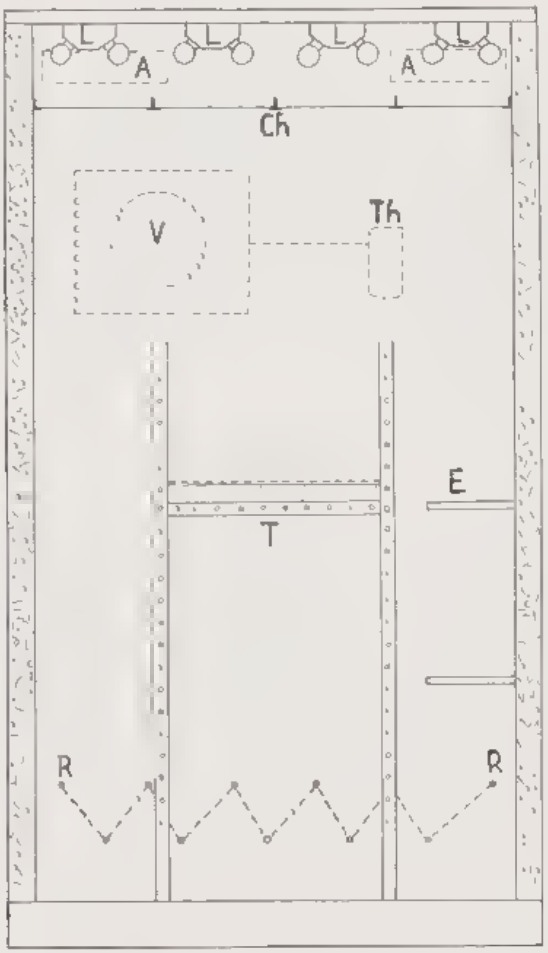



Fig. 1. — Coupe verticale transversale de la chambre de culture. Les objets représentés en pointillé sont situés sur le mur du fond ; L : duo de tubes fluorescents ; A : ouverture pour la circulation d'air ; Ch : châssis vitré ; V : ventilateur et Th : thermostat du dispositif réfrigérant ; E : etagère ; T : table de culture à plateau de hauteur réglable, surmonté d'une nappe de coton mouillé et d'une grille de plastique ; R : résistance chauffante.

j'ai pu ajouter un appareil réfrigérant fonctionnant avec thermostat. Selon l'époque, l'un ou l'autre dispositif est mis en fonction et la chambre peut être utilisée toute l'année.

Le degré hygrométrique n'a pas été réglé avec précision. Des bacs remplis d'une solution faible de sulfate de cuivre sont placés sur le plancher afin d'humidifier l'atmosphère, dont la teneur en vapeur d'eau se maintient entre 60 et 70 % environ.

Source MNHN, Paris

Les cultures sont disposées sur une table mobile T à plateau de hauteur réglable. La surface de la table est recouverte d'une nappe de coton imbibée de solution diluée de sulfate de cuivre, puis d'une grille en matière plastique qui évite de mouiller les boîtes.

Le sulfate de cuivre agit comme fongicide. Si l'on emploie de l'eau pure, le coton et même l'eau du bac sont envahis à la longue par des champignons et divers microorganismes.

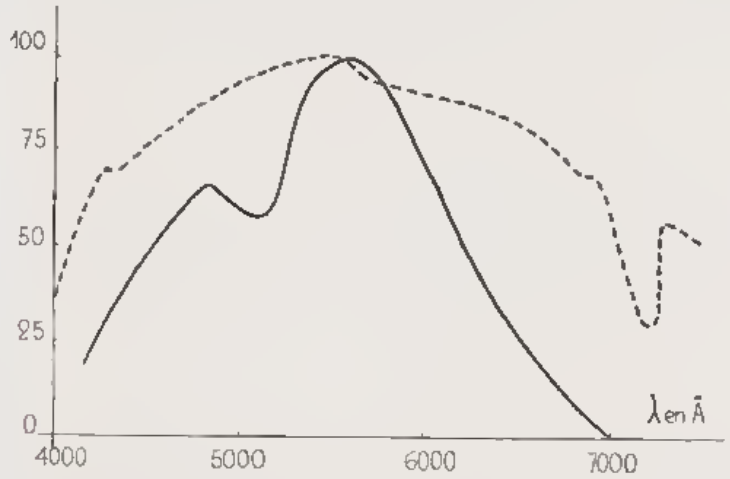



Fig. 2. — Répartition de l'énergie (en valeur relative) suivant la longueur d'onde dans le spectre solaire (courbe en pointillé) et dans le spectre des tubes Clarel 7.000° K (courbe en trait plein). Graphique extrait de la notice éditée par l'A.C.E.C. (Charleroi).

### 6. — Conditions régnant au voisinage des cultures.

L'*éclairement* dépend de la hauteur de la table et du nombre de tubes allumés.

Lorsque les boîtes de Pétri sont à 95 cm au-dessous des tubes, et que tous ceux-ci fonctionnent, l'éclairement, mesuré avec une cellule photoélectrique placée horizontalement au milieu de la table est de 2 100 lux.

Si l'on accepte une variation de 200 lux pour l'éclairement vertical des cultures, on dispose d'une surface suffisante pour recevoir 96 boîtes de Pétri de 6 cm de diamètre. L'éclairement de 1 900-2 100 lux a été choisi pour les conditions standard des expériences.

Il faut observer que, pour les boîtes situées sur les côtés de la table, non seulement le flux lumineux reçu par la surface gélosée horizontale est un peu plus faible, mais la lumière n'est pas répartie symétriquement par rapport à l'axe de la boîte (fig. 3). Si l'on incline la cellule du luxmètre à 15° par exemple, on note des écarts atteignant 150 lux pour les positions de la cellule perpendiculaires aux flèches figurées. Cependant, ces écarts n'influencent pas sensiblement la forme des protonèmas qui, même lorsqu'on ne change pas souvent les cultures de place tout au long d'une expérience, ne présentent pas de dissymétrie en rapport avec les différences d'éclairement.

On doit également noter que la lumière reçue par les cultures est très diffuse, à cause des parois blanches de l'enceinte : elle arrive aussi par

Source MNHN, Paris

les côtés et par le fond de la boîte, quoique son intensité dans ces directions soit faible.

La *température*, lue au thermomètre à mercure placé près des boîtes, oscille de 2° avec le dispositif réfrigérant employé et de 1° seulement avec le dispositif chauffant. Dans les deux cas, le thermographe situé sur une étagère voisine trace une ligne pratiquement droite. Les oscillations constatées sont assez lentes et il ne se produit pas de buée sur le couvercle des boîtes lorsque le réfrigérateur fonctionne ; un écran protège d'ailleurs les cultures contre le courant d'air provoqué par le venti-

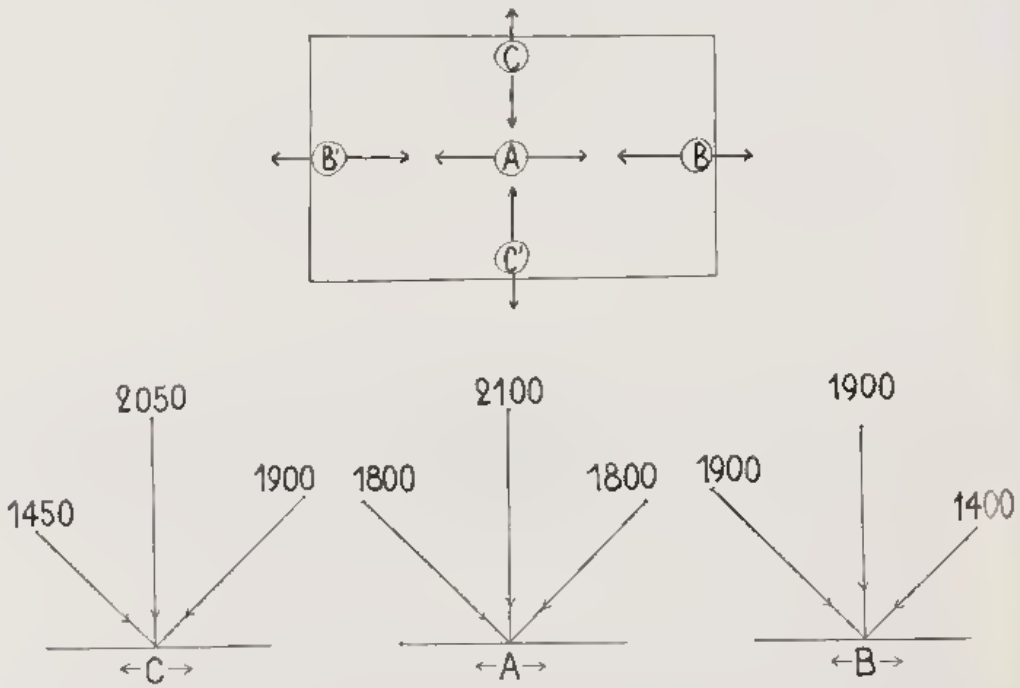



FIG. 3. — Schéma de la répartition du flux lumineux reçu par une boîte de culture selon sa position A, B ou C. En haut, vue en plan horizontal ; le rectangle représente la table et les flèches montrent l'éclairement inégal selon les directions. En bas, en plan vertical, valeur des éclairements reçus par une cellule photoélectrique placée perpendiculairement aux directions correspondantes.

lateur de l'appareil. A cause de l'inertie dans les échanges de chaleur, il est probable que la température du milieu gélosé est bien constante pendant une expérience. Mais la température moyenne au niveau des boîtes varie sans doute un peu entre les expériences non simultanées, selon le mode de régulation et la fréquence des déclenchements du régulateur (voir chap. X).

J'ai choisi une température moyenne de 24,5° comme condition standard.

L'*humidité* n'atteint pas la saturation au voisinage des boîtes, malgré la nappe de coton sous-jacente qu'on remouille de temps à autre avec de l'eau distillée. Il y a donc, en fin de culture, une certaine rétraction de la gélose, atteignant environ 1/5 du volume initial au bout d'un mois.

Source MNHN, Paris

### 7. — Numérations et mesures.

Pour le dénombrement des spores germées, on prélève dans une boite de Pétri un secteur du milieu gélosé. La gélose est émincée au rasoir ; la couche supérieure, portant les spores, est mise entre lame et lamelle avec un peu d'eau. Les spores sont examinées au grossissement 150 (objectif × 10, oculaire × 15).

Le diamètre des spores est mesuré sur dessin à la chambre claire, de référence. L'emploi d'un micromètre oculaire me semble moins rapide et moins précis. Il est plus pratique, au contraire, pour mesurer la croissance à l'échelle horaire des filaments protonémiques.

Pour les petits protonémas de 5 à 6 jours, les mesures de diamètre ont été faites sous la loupe binoculaire à la chambre claire. Pour les protonémas plus grands, elles ont été effectuées au compas à pointes sèches, sous une loupe à faible grossissement. On peut stériliser à l'alcool les branches du compas et les approcher très près des filaments, en découvrant la boîte. Mais la mesure à travers le couvercle de la boîte fermée donne des résultats à peine moins précis ; comme elle ne comporte pas de risques de contamination, c'est cette méthode que j'ai adoptée. En répétant une même mesure plusieurs fois avec ce procédé, l'écart entre valeurs extrêmes ne dépasse pas 1 mm.

Toutes les fois qu'un examen rapide et complet devait être effectué, j'ai employé la microphotographie.

1° Photographie sur plaques, grâce à une chambre adaptée au microscope (BBT « Universel ») permettant l'observation et la prise d'image simultanées.

2° Photographie, par projection directe sur papier, de l'image donnée par un microscope Nachet « Diapro ». On peut, avec ce procédé, employer de faibles grossissements et avoir ainsi un champ assez vaste. On peut aussi obtenir de belles images très agrandies en projetant à grande distance (certaines ont été prises à 2,50 m). Elles sont très lisibles bien qu'apparaissant en négatif. Je me suis servi de cette méthode pour des mesures de croissance et de dimensions cellulaires du protonéma.

***

Les indications relatives à quelques techniques particulières employées occasionnellement seront données au cours de l'exposé.

Pour terminer ce chapitre, je résume les conditions que j'appellerai par la suite conditions standard, sans les expliciter :

- milieu de formule A ou B (suivant les cas) ;
- gélosé à 12 g/l d'agar Noble Difco ;
- éclairement : 1 900-2 100 lux ;
- température : 24-25°.

Source MNHN, Paris

# PREMIÈRE PARTIE

# GERMINATION DES SPORES

## PLAN

J'entendrai par germination l'ensemble des phénomènes qui ont lieu depuis la mise en contact de la spore avec un milieu humide convenable (ensemencement) jusqu'à l'émission du premier tube germinatif. Je ne considérerai donc pas comme inhérent à la germination le fait que la spore peut produire un seul ou plusieurs filaments germinatifs. Cependant, pour la commodité de l'exposé, j'envisagerai parfois les caractères de ces premiers filaments en même temps que j'étudierai la germination proprement dite.

Je ferai d'abord le point des connaissances antérieurement acquises sur la structure de la spore et sa germination, en insistant sur le cas de *Funaria hygrometrica*. Ensuite, je rendrai compte de quelques observations que j'ai faites sur le déroulement de la germination, dans les spores observées individuellement. Puis, après avoir défini un critérium quantitatif commode, qui sera la « durée moyenne de germination », et après avoir étudié sa variabilité aléatoire dans les conditions dites standard, j'envisagerai l'influence de certains facteurs internes et externes sur cette durée, tout en notant s'il y a lieu les modifications morphologiques concomitantes. L'action des sucres sur les spores cultivées à l'obscurité m'a paru mériter une étude particulière, et un chapitre spécial lui sera consacré.

## CHAPITRE II

## ÉTAT DES CONNAISSANCES RELATIVES A LA SPORE ET A SA GERMINATION

### 1. — Structure de la spore.

Les spores des Mousses, une fois libérées de l'enveloppe de la cellule-mère, restent plus ou moins longtemps groupées en tétrades. Lorsque l'exospore ne s'épaissit pas trop ni trop vite, les spores, une fois isolées les unes des autres, peuvent s'arrondir et devenir à peu près sphériques, ce qui est le cas chez *Funaria hygrometrica*.

Pour cette espèce, le diamètre des spores mûres varie de 11 à 19 μ environ. F. von Wettstein (1921) a montré qu'il dépend de la race :

Source MNHN, Paris

diamètre moyen de 13 μ pour les Funaires possédant le caractère « *microica* », diamètre moyen de 16 μ pour le caractère allélomorphe « *macrora* ». Outre les fluctuations de hasard dans une même capsule, il est vraisemblable que la taille moyenne varie aussi selon les circonstances de la maturation.

Une étude cytologique très poussée de la sporogenèse chez les Mousses a été récemment faite par Eymé (1951), mais le devenir des constituants cellulaires pendant la maturation de la spore n'est pas encore suffisamment connu.

Chez toutes les espèces observées par Eymé, les très jeunes tétraspores forment un seul plaste en forme de calotte mince. Il se divise au cours de la maturation pour donner un certain nombre de plastes lenticulaires.

Pour les espèces où l'exospore reste incolore et transparente, on peut compter le nombre de plastes présents dans la spore mûre sitôt qu'on a tué celle-ci dans l'eau (Gausé, 1931). Souvent ils apparaissent d'un vert vif, par exemple chez *Bryum argenteum*, *Dicranum scoparium*, et conservent donc leur chlorophylle tout au long de leur évolution ; tandis que dans d'autres cas, comme chez *Sphagnum*, ils semblent être incolores dans la spore mûre. Chez *Funaria*, l'opacité croissante de l'exospore et l'aspect dense et confus des granulations dans la spore en voie de déshydratation empêchent de dénombrer les plastes et de reconnaître si leur chlorophylle verte persiste ou non.

Pour Marchal (1906) les spores de Bryophytes contiennent rarement de l'amidon. D'après Rancken (1914), les spores au stade jeune en renferment souvent, mais elles en sont en général dépourvues à l'état mûr. Motte (1928, p. 134-136) dit qu'il y a dans les spores mûres de *Funaria hygrometrica* de petits plastes totalement dépourvus d'amidon. Eymé signale que chez divers *Mnium* et *Sphagnum* le plaste initial de la toute jeune spore possède des inclusions amylacées, tandis que chez d'autres espèces, dont *Funaria hygrometrica*, il n'en renferme pas. Par contre, l'apparition d'amidon a été constatée par ce même auteur chez *Catharinea undulata* pendant la phase ultérieure de multiplication des plastes ; il en a décelé aussi dans la spore de *Bryum argenteum*. Il se peut donc bien que l'amidon soit présent également dans les spores mûres de *Funaria*, mais en très faible quantité.

Le chondriome, d'abord rassemblé au voisinage de l'unique plaste de la jeune spore, se disperse ensuite dans la cellule et les mitochondries deviennent osmiophiles ; ce sont elles qui, au moins en partie, seraient à l'origine des gouttelettes lipidiques qui se produisent au cours de la maturation (Eymé).

Le noyau de la spore est petit et situé latéralement (Motte).

D'après Eymé (1947, 1951) le vacuome qui, dans les cellules-mères des spores a déjà une forme condensée, continue sa déshydratation dans les jeunes spores et prend, à la fin, l'aspect de globules très réduits, comparables aux grains d'aleurone des organes de réserve des plantes supérieures.

L'exospore, chez *Funaria*, est relativement mince ; elle devient cependant brune et finement grenue. L'endospore, quoique cellulosique, ne présente la réaction caractéristique au chloro-iodure de zinc qu'après 24 heures de traitement de la spore par l'eau de Javel (Dürschau, 1900).

Surveyraz (1913) dit que l' « exospore s'amincit en un point qui est

Source MNHN, Paris

un véritable pore germinatif » ; ceci est infirmé par la plupart des autres auteurs, qui constatent que l'exospore s'ouvre par déchirure et non par percée en un point déterminé. De plus, des expériences faites sur le phototropisme des germinations de *Funaria* (Heitz, 1940, 1942 ; Fitting, 1950) montrent que le point d'émission du tube germinatif est sous la dépendance des facteurs externes, en particulier de la direction des rayons lumineux. S'il existait un pore germinatif, il ne serait donc pas forcément utilisé.

Selon Heitz, la polarité existe déjà dans la spore mais est encore invisible. A la germination, elle se traduit par l'apparition d'un premier filament germinatif, souvent suivie de celle d'un deuxième filament qui naît à l'opposé du premier. Mais, en l'absence de repère morphologique, il est difficile de démontrer que la polarité puisse dépendre uniquement, dans certains cas, de la structure interne de la spore mûre : il faudrait pour cela être sûr de réaliser un milieu extérieur parfaitement isotrope ; autrement, il se peut que de petites dissymétries de l'environnement induisent une polarité dans la spore encore sphérique et en voie de gonflement.

En résumé, la spore mûre de *Funaria* possède des réserves lipidiques abondantes et peu ou pas de réserves amylacées. L'exospore, assez peu épaisse, s'ouvre par déchirure. Si une polarité préexiste à la mise en germination et peut induire le point de sortie du filament germinatif, elle est en tout cas très labile.

### 2. — Longévité. Influence du stockage des capsules.

La *longévité* des spores varie avec l'espèce à laquelle elles appartiennent. Plusieurs auteurs ont recherché dans les herbiers quel était l'âge maximum auquel les spores pouvaient encore germer. Schimper (1848) déclarait avoir obtenu des germinations de spores de Mousses récoltées 50 ans auparavant. Par contre, d'après Bernstein (1929), pour la plupart des espèces, la moitié des spores ne germe plus au bout d'un an ; et peu d'espèces sont capables de germer, en faible proportion, au bout de trois ans (*Ceratodon purpureus*, *Bryum caespiticium*). Si les assertions de Schimper sont douteuses (germination au bout de 50 ans), celles de Bernstein paraissent l'être également, car les longévités qu'elle indique sont anormalement courtes. Pour *Funaria hygrometrica* le maximum est évalué à 16 ans par Malta (1922), et d'autre part, Meyer (1911) constate que les spores récoltées depuis 8 ans sont viables. Lesage (1918) donne encore 8 ans comme longévité des spores de cette même espèce. Shove (1939) obtient 25 % de germination sur papier-filtre avec des spores de 6 ans, et rien avec des spores de 11 ans ; tandis qu'ensemencées sur de la terre, ces dernières donnent tout de même quelques protonémas très lents à paraître. D'après le mode de culture employé par cet auteur, il ne semble cependant pas exclu que les protonémas observés proviennent de contaminations.

La longévité doit dépendre en partie de la manière dont les spores sont conservées. Les conditions de stockage en herbiers et dans les divers laboratoires diffèrent peut-être quelque peu. Mais la longévité peut dépendre encore d'autres facteurs, en particulier de l'état des capsules lors de la récolte. De toute façon, les données des auteurs ne sont pas

Source MNHN, Paris

cises, car ils omettent souvent d'indiquer le pourcentage définitif s spores germées.

Pour les graines, en deça du laps de temps qui définit la longévité, sait que la *durée de conservation* influe sur le mode de germination de croissance : certaines graines germent mieux un certain temps rès leur récolte, d'autres plus mal. Cette durée paraît également agir les spores, ainsi que certains auteurs l'ont occasionnellement fait marquer. Pour les Fougères, par exemple, Laage (1906) observe que s spores d'Osmonde fraîches germent à l'obscurité tandis qu'elles n'y ment plus si on les sème deux mois après la récolte. Pour les Mousses, vant Lesage (1918), on observe des différences individuelles assez quées entre la germination des spores d'une même capsule, lorsque spores sont âgées ; quand les spores sont récentes, de telles irrégularités sont beaucoup moins évidentes. Oberheidt (1931) a vu en re que les spores récoltées depuis un certain temps étaient plus lentes germer que les spores fraîches. Cependant, de nombreux auteurs nalent que des spores conservées depuis un an germent aussi bien que spores récentes. Schimper trouve que même des spores âgées de 4 ans ment parfaitement bien.

Il est possible qu'on trouve chez les différentes Mousses autant de riétés de comportement que chez les graines. Ainsi Gausa (1931) pas obtenu la germination de spores de *Dicranella* fraîches ou âgées mois, tandis que celles qui sont récoltées depuis 6 mois germent en jours.

Comme toute, les quelques données éparses que nous possédons sur fluence de l'âge et sur le vieillissement des spores sont très insuffiantes, et il serait bon de faire une étude plus serrée de ces phénomènes.

### 3. — **Déroulement de la germination.**

Mise dans un milieu favorable, la spore de Mousse gonfle et l'exospore se rompt. L'augmentation de volume continue ensuite et le diamètre peut atteindre jusqu'à trois fois sa valeur initiale (Servettaz).

Lorsque la spore n'est pas chlorophyllienne, elle s'enrichit peu à peu en chlorophylle. Dans tous les cas, le nombre de plastes augmente. L'huile présente dans la spore est consommée progressivement. Toutefois (Laage, 1906), elle ne serait consommée qu'à la lumière : chez *Funaria* germant à l'obscurité, il n'y aurait pas de diminution de l'huile, et celle-ci serait encore visible même au bout de 2 à 3 mois.

D'après Oberheidt (1931) et Woesler (1933), le tube germinatif est émis n'importe comment par rapport aux influences extérieures ; c'est ensuite qu'il s'oriente, en particulier par rapport à la direction prépondérante de la lumière. *Funaria hygrometrica*, espèce étudiée par Oberheidt, obéirait à cette règle. Mais, d'après les observations des autres auteurs, en ce qui concerne *Funaria* tout au moins, la lumière détermine le point d'émission même des filaments germinatifs.

De la spore naissent un ou deux (parfois plus) filaments qui peuvent se présenter sous deux aspects plus ou moins tranchés : 1° un filament épais, très chlorophyllien, rampant ou dressé, à phototropisme positif, le chloronéma (nommé encore *keimschlauch*, c'est-à-dire tube germinatif, par les auteurs allemands) ; 2° un filament mince, peu coloré, à géotro-

Source MNHN, Paris

pisme positif et à phototropisme négatif, le rhizoïde. Chez *Funaria* on trouve, dans le cas habituel, un rhizoïde dont la formation est suivie de celle d'un chloronéma (Zederbauer, 1902). Chez beaucoup d'autres espèces, il n'y a pas de rhizoïde issu directement de la spore, mais il peut en naître, ayant la même allure, à partir du chloronéma (Schoene, 1906). Quand il existe deux filaments d'allure différente, ils naissent en général à l'oppose l'un de l'autre, rarement à angle droit et jamais côte à côte (Schoene).

Dans certaines espèces, même si ultérieurement le protonéma doit être purement filamenteux, les premières divisions cellulaires à la germination peuvent consister en un cloisonnement de la spore, sans allongement, de sorte qu'on aboutit à une masse de petites cellules ; c'est le cas, par exemple, de *Grimmia* (Oberheidt), de *Brachythecium rutabulum* et de *Dicranella heteromalla* (Servettaz, 1913).

### 4. — Durée de la germination.

La plupart des auteurs qui étudient la germination des Mousses mentionnent la durée requise pour ce phénomène. Ces données laissent à désirer pour deux raisons :

La première est que les termes eux-mêmes sont souvent mal définis. De quelle durée s'agit-il ? du laps de temps qui s'écoule entre le semis et l'apparition des premières germinations, ou de celui qui est nécessaire à la germination du nombre maximum de spores ? Et qu'entend-on par spores germées ? Suivant les auteurs, le critérium choisi est la rupture de l'exospore (Woesler), ou bien l'émission du premier tube germinatif, ou encore du nombre maximum de filaments que doit produire la spore.

La deuxième raison est que les conditions physiques des cultures sont presque toujours vaguement indiquées, malgré que la lumière et la température aient la plus grande influence sur la vitesse de germination.

Néanmoins, malgré l'imprécision des renseignements, on peut conclure que, mises dans des conditions favorables, les spores germent généralement en quelques jours, mais plus ou moins vite selon l'espèce.

Il existerait cependant des exceptions curieuses :

D'après Becquerel (1904), *Atrichum undulatum* germerait au bout d'un mois ; *Hypnum* (*Brachythecium*) *velutinum* au bout de 3 mois (à la lumière, sur un milieu minéral ou glucosé). L'auteur parle d'un temps de maturation nécessaire qui doit s'effectuer sur milieu humide. Servettaz, d'après ses recherches portant sur un assez grand nombre de Mousses, croit aussi pouvoir distinguer des spores à germination rapide, qui germent en quelques jours, et d'autres à germination lente qui germent en plus de deux mois. Il pense que les premières seraient celles dont les capsules s'ouvrent au printemps, époque favorable à la germination ; les secondes seraient celles dont les spores se disséminent à l'automne et doivent ainsi passer l'hiver sur un milieu où elles ne germeront que plus tard. Les spores lentes ne passent quand même pas l'hiver à l'état de vie ralentie et leur verdissement suit souvent de peu le moment de l'ensemencement ; seule l'émission du filament protonémique est très tardive. Des durées de germination du même ordre de grandeur sont mentionnées dans les traités généraux par Chalaud (*in* Verdoorn,

Source MNHN, Paris

1912) et par Ruhland (*in* Engler, 1924) ; ce dernier auteur parle d'une durée de 2 à 3 mois pour la germination de *Sphagnum*.

Cependant, depuis les recherches de Becquerel et de Servettaz, aucune autre observation n'est venue confirmer ces résultats. Au contraire, les spores de certaines espèces citées par eux comme lentes se sont avérées pouvoir germer dans les délais ordinaires de quelques jours, par exemple *Orthotrichum undulatum*, employé par Fitting. Il en est de même des spores de *Sphagnum* (Gause, 1931 ; Bold, 1918).

Au point de vue écologique, en comparant statistiquement les durées de germination chez les espèces xérophiles et les espèces hygrophiles ou aquatiques, Kessler (1913) a trouvé que les spores du premier groupe germent plus lentement dans l'ensemble.

Pour une même espèce, il semble que l'habitat des plantes-mères puisse agir sur les propriétés des spores qu'elles produisent. Ainsi Laage n'a pas réussi à faire germer à l'obscurité des spores de Funaires recoltées en station ensoleillée tandis que d'autres provenant d'une serre fraiche ont bien germé.

Enfin, d'après certains auteurs (Tréboux, 1905 ; Servettaz, 1913 ; Hertz, 1942) les spores des différents sporogones prélevés dans une même recolte ne se comportent pas toujours de façon identique à la germination. Servettaz invoque là une difference de maturité. En contradiction avec ce qui précède, Fitting (1949) n'a pas observé de différence de comportement entre les spores de capsules provenant d'une même souche. Par contre, il a mis en évidence des différences physiologiques et morphologiques dans le mode de germination, pour des spores provenant de souches différentes de *Funaria*. D'après lui, il est possible qu'il y ait différentes races réagissant diversement aux mêmes conditions de milieux. De plus, dans la nature, il est vraisemblable que certains sporogones sont des hybrides, ce qui expliquerait la variabilité de comportement des spores d'une même capsule dans certains cas.

### 5. — Facteurs externes influençant la germination.

Il est évident que les conditions dans lesquelles germent les spores agissent beaucoup sur les caractères de la germination. Mais les facteurs actifs sont loin de susciter tous le même intérêt.

#### 1° Humidité.

Il y a peu de choses à dire sur le rôle de l'eau ; les spores ne germent pas dans l'air humide, mais germent en présence d'eau liquide (Lesage, 1918). Servettaz remarque aussi que, sur une bande de papier partiellement immergée dans la solution nutritive, c'est au voisinage du liquide que la vitesse de germination est plus grande.

#### 2° Sels minéraux.

Les quelques travaux relatifs au rôle des sels minéraux dans la germination montrent que ceux-ci ne sont pas absolument nécessaires. Nombre d'auteurs ont obtenu la germination des spores de Mousses en l'absence de sels. Dans ce cas, la production des rhizoïdes est favorisée (Schoenl, 1906) de même qu'en présence de solutions très diluées (Gurlitt, 1918). L'effet physique des fortes concentrations se traduit par

Source MNHN, Paris

l'apparition de tubes germinatifs épais et, pour des cencentrations encore plus élevées mais non léthales (15 à 40 g/l de sels suivant les cas), par l'inhibition totale du filament ; les spores restent alors à l'état de boules vertes (GURLITT).

L'action chimique spécifique de sels ou d'éléments particuliers sur la germination proprement dite est peu nette ou peu connue. SCHOENE, toutefois, trouve que l'absence de phosphore provoque chez *Funaria* un retard d'un jour et inhibe la formation du chloronéma ; seul le rhizoïde apparaît ; le retard à la germination est plus accentué pour d'autres espèces. BROWN (1919) signale aussi une différence en faveur du milieu de Marchal non stérilisé par rapport au même milieu stérilisé. Il me semble que, dans ce cas, la modification de pH ou une forte précipitation de phosphates pourrait en être cause.

3° TEMPÉRATURE.

Peu d'observations ont été faites sur l'influence de la température. SERVETTAZ situe l'optimum entre 16° et 25°, avec un minimum de 7° au-dessous duquel la germination ne se fait plus. LESAGE donne, pour *Funaria hygrometrica*, des indications plus précises : la germination a lieu en

78 h à 14-15°
53 h à 20°
34 h à 21-22°.

Cette dernière température représenterait un optimum.

4° LUMIÈRE.

L'influence de la lumière a au contraire depuis très longtemps retenu l'attention. Son rôle est multiple : action sur la vitesse de germination, sur le caractère des filaments et sur leur orientation.

Les problèmes se posant tout aussi bien pour les Ptéridophytes que pour les Bryophytes, les auteurs se sont souvent intéressés simultanément aux deux groupes.

D'après BORODIN (1867) les spores de Fougères et celles de *Polytrichum*, mises en milieu humide, ne peuvent germer à l'obscurité. Elles ne gonflent même pas et l'exospore ne se déchire pas, ce qui montre que le gonflement qui a lieu à la lumière n'est pas assimilable à une simple absorption d'eau.

Un peu plus tard, LEITGEB (1876) conclut à la nécessité d'un minimum d'intensité lumineuse pour permettre la germination des spores d'Hépatiques, tandis que MILDE (1877) montre que celles des *Equisetum* peuvent germer à l'obscurité complète.

DE FOREST HEALD (1898) confirme d'abord les résultats précédents : il montre que seules les spores d'*Equisetum* sont capables de germer aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière en présence d'eau ou de solution minérale, et à température ordinaire (19-21°). Les spores de Fougères, d'Hépatiques (*Marchantia*) et de Mousses (dont *Funaria hygrometrica*), ne germent pas en pareilles conditions. De plus, il trouve que pour les Fougères et pour elles seules, la germination à l'obscurité peut être obtenue en élevant la température. Au contraire, les spores de Mousses restent inertes et elles sont même tuées par un séjour à 35°, tandis que celles

Source MNHN, Paris

qui subissent pendant 4 jours une température de 29 à 32° à l'obscurité présentent un retard à la germination lorsqu'on les met ensuite à la lumière. Une période d'éclairement temporaire (1-4 h) ne suffit pas à induire la germination : les spores qui germent pendant la phase d'éclairement continuent ensuite à évoluer un certain temps à l'obscurité en s'étiolant ; mais la proportion des spores germées n'augmente plus. Des essais de traitement à l'éther, pour déclencher la germination de *Funaria* à l'obscurité, ont échoué. En somme, il ne paraît pas qu'une excitation de courte durée puisse remplacer l'action continue de la lumière. Cependant, l'auteur pense que celle-ci n'agit pas par l'intermédiaire de la photosynthèse, car les spores germent à la lumière aussi bien dans une atmosphère dépourvue de $CO^2$ que dans l'air ordinaire.

Si j'insiste sur un travail aussi ancien, c'est qu'il exprime des préoccupations que l'étude des phénomènes de dormance a rendues familières, et qui cependant n'ont plus donné lieu à des études récentes sur les spores des Mousses.

Ces assertions de FOREST HEALD ont d'ailleurs été très nuancées par les recherches ultérieures : d'après TRÉBOUX (1905), la germination de *Physcomitrium pyriforme* a lieu en milieu minéral à l'obscurité, résultat contredit ensuite par KACHROO (1944). LAAGE (1907) montre que certaines espèces, comme *Funaria hygrometrica* et *Bryum caespiticium*, peuvent germer à l'obscurité à condition que le milieu soit très dilué, tandis que d'autres, telle *Polytrichum commune*, en sont incapables. Pour les deux premières Mousses, la germination ne se produit toutefois pas à l'obscurité sur eau pure, mais il suffit de traces de sels pour la permettre. L'addition de certains composés organiques de fer (tartrate, citrate) est favorable. Rappelons que, d'après LAAGE, le passé des spores (les conditions de vie de la plante-mère) peut influer aussi sur leur aptitude à germer à l'obscurité. S'il en est ainsi, il n'est pas étonnant que les résultats obtenus par d'autres auteurs soient contradictoires : SERVETTAZ, VON UBISCH (1913), MEYER (1948) font germer *Funaria hygrometrica* sur divers milieux minéraux à l'obscurité, tandis que LESAGE n'y parvient pas. De toute façon, dans les cas où la germination a lieu, elle est très retardée et, pour qu'elle soit complète et normale, il faut que l'intensité lumineuse atteigne un certain seuil.

On sait peu de choses concernant les longueurs d'onde actives sur la germination des spores de Mousses. Je citerai pour mémoire le travail de LISTOWSKI (1927), qui classe les Mousses en plusieurs catégories selon que les spores germent mieux en lumière blanche, en lumière rouge, ou qu'elles sont indifférentes à la longueur d'onde. En réalité, l'auteur, qui opère sur un milieu glucosé et choisit comme critère la longueur des filaments germinatifs, étudie plus la croissance que la germination. Pour *Catharinea undulata* STEPHAN (1928) montre que le rouge seul permet la germination, bien que des longueurs d'onde plus courtes ne soient pas inactives et provoquent le gonflement des spores. Les travaux consacrés aux Ptéridophytes sont plus nombreux (STEPHAN, 1928 ; ORTH, 1937 ; MOHR, 1956) et MOHR a mis en évidence un photomécanisme comparable à celui qui existe chez les graines.

A la suite de GOEBEL (1896), FOREST HEALD a mis l'accent sur *l'importance du glucose dans la germination à l'obscurité*.

La présence de glucose et de peptone, ou même de glucose seul, permet en effet la germination totale des spores de Mousses et aussi de *Marchantia*.

Source MNHN, Paris

En même temps, ces spores accumulent de l'amidon et gonflent plus qu'à la lumière sur milieu minéral. Il ne s'agit pas d'un simple effet osmotique car des quantités équivalentes de $NO^3K$ ou de glycerine ne permettent pas la germination. Forest Heald donne une concentration maximum de glucose tolerée et efficace, égale à 10 % ; il donne également une concentration minimum de 1/137 molecule-gramme, mais il est difficile de comprendre ce qu'il entend par là.

Schulz (1902) pense toutefois que la lumière est irremplaçable et qu'en présence de glucose à l'obscurité, il ne se produit qu'un gonflement anormal de la spore qui n'assimile pas le sucre mais l'accumule à l'état d'amidon. Mais les autres auteurs ont confirmé les résultats de Forest Heald (Laale ; von Ubisch ; Kachroo, 1951). Pour *Funaria*, von Ubisch remarque encore l'hypertrophie des filaments germinatifs et le fait que les chloroplastes ont l'aspect de grosses masses contenant de l'amidon.

En ce qui concerne l'action polarisante de la lumière au cours du phénomène de germination, il y a désaccord entre les assertions de différents auteurs, ainsi qu'on l'a déjà vu : tandis que d'après Becquerel (1906) le point d'emission du tube germinatif est déterminé par la direction de la lumière, d'après Oberheidt (1931) et Woesler (1933) il est quelconque et c'est par la suite que le germe s'oriente par rapport aux rayons lumineux.

Enfin Heitz (1910 et 1912) et Fitting (1950) montrent que, chez *Funaria*, l'ordre de succession des filaments germinatifs dépend de l'intensité lumineuse : si elle est faible, c'est le chloronéma qui est émis en premier ; si elle est forte (condition habituellement realisée), c'est le contraire. Fitting remarque aussi qu'en presence d'un milieu fortement acide, la germination est moins rigoureusement polarisée par un éclairage unilatéral.

5° Substances excitantes ou inhibitrices.

Une expérience, d'ailleurs très rudimentaire, d'Oppenheimer (1922) fait entrevoir l'existence possible d'inhibiteurs de germination dans les capsules de *Funaria hygrometrica*. C'est au cours de ses investigations sur les sucs de fruits qu'Oppenheimer consacre quelques lignes à cette Mousse :

Il déchire une capsule verte adulte (« *im grünreifen Zustand* »), répand une partie des spores sur du papier humide et laisse le reste *in situ* mais exposé directement à la lumière. Au bout d'une semaine, le premier lot de spores est germé avec de longs filaments, tandis que le deuxième ne présente que de rares debuts de germination.

Pour les propagules de *Marchantia*, l'effet inhibiteur des corbeilles est plus certain (Oppenheimer ; Fitting, 1935).

En tout cas, des substances, connues comme inhibitrices de germination chez les graines, ont également les mêmes propriétés vis-à-vis des spores et des propagules de *Marchantia* : la coumarine, l'acide parasorbique, inhibent la formation et la croissance des rhizoïdes aux concentrations égales et supérieures à $10^{-5}$, tandis que des concentrations de $10^{-7}$ ou plus faibles sont excitantes (Moewus et Schader, 1952). Les spores s'hypertrophient puis forment des protonémas globuleux pour une concentration de $10^{-4}$ (Rousseau, 1957).

Source MNHN, Paris

La plupart des substances à action auxinique ou vitaminique, et celles qui appartient des perturbations importantes à la croissance cellulaire des plantes supérieures ont été également expérimentées sur les Mousses ou les Hépatiques, soit sur les spores, soit sur les propagules. On n'a d'ailleurs pas cherché à séparer les actions exercées sur la germination proprement dite et sur la croissance.

Citons, sans entrer dans le détail, les publications de Heitz (1912), Rousseau (1952), Benson-Evans (1953), D. von Wettstein (1953). Dans l'ensemble, les effets sont analogues : excitation pour les faibles concentrations (en général de l'ordre de $10^{-7}$), puis zone de concentrations indifférentes, et inhibition de la forme filamenteuse aux concentrations plus fortes ($10^{-5}$-$10^{-4}$), avec hypertrophies qui expriment une croissance dépolarisée (von Wettstein ; Bünning et von Wettstein, 1953, à propos des spores de *Funaria*). En même temps que se produit l'hypertrophie des spores, les mitoses sont inhibées lorsqu'il s'agit, par exemple, d'acide indol-acétique ; elles ont lieu au contraire lorsqu'on emploie la thiamine B1 ou l'hydrate de chloral, ce qui donne des petites masses informes (D. von Wettstein).

En somme, les réactions morphologiques qui se font au niveau cellulaire sont assez simples et très uniformes, quels que soient les corps influençants. On ne peut évidemment s'attendre à trouver des réponses variées comme en ont les tissus différenciés des plantes supérieures.

***

Pour faire le point sur l'ensemble des travaux consacrés à la germination des spores, disons que nos connaissances sont imprécises non seulement à cause des conditions d'expériences trop mal définies, mais parce que le terme « germination » lui-même est mal délini. En particulier, on considère souvent sans distinction la germination elle-même et les premiers stades de la croissance des filaments germinatifs. C'est pourquoi il est nécessaire d'examiner à nouveau les phénomènes déjà envisagés à plusieurs reprises (comme l'influence de la lumière et des sucres), aussi bien que d'autres tout à fait négligés (comme l'influence de l'âge).

## CHAPITRE III

## LA SPORE. GONFLEMENT ET ÉMISSION DES PREMIERS FILAMENTS GERMINATIFS

### 1. - Données complémentaires sur la structure de la spore.

Tant que l'exospore est présente, il est difficile d'observer ce qui se passe à l'intérieur de la spore mûre. De plus, tant que l'inhibition n'est pas complète, les organites cellulaires ont des contours cernés qui donnent un aspect confus à l'ensemble et peuvent être mal interprétés. La grosse goutte d'huile de 7 à 9 μ (rarement accompagnée d'une ou deux autres plus petites) forme le seul corps intra-cytoplasmique bien distinct. En

Source MNHN, Paris

outre, lorsque la spore mûre vient d'être mise au contact d'un milieu liquide, il existe un espace latéral optiquement vide en forme de calotte sphérique (pl. 1, fig. 2) sur lequel je reviendrai. Les traitements effectués *in toto* sont peu satisfaisants. L'iode colore l'exospore en brun ; le rouge neutre la colore également ; de sorte que l'intérieur de la cellule est encore moins visible que sans préparation. Le chloral provoque un éclaircissement et un gonflement d'ensemble, mais il fait disparaître assez vite la structure.

L'action successive du chloroforme et de l'alcool à 70° m'a donné les meilleurs résultats pour distinguer les plastes, qui sont au nombre de 15 à 20. Observée sans préparation, la spore paraît contenir un nombre bien plus grand de granulations de tailles variées. Il est probable qu'en dehors des plastes et de la goutte d'huile, il y a aussi des sphérules lipidiques, car celles-ci sont présentes avant la maturité et se retrouvent dès le début de la germination, souvent en abondance.

En utilisant le chloral iodé pour détecter l'amidon (méthode de RANCKEN), ou bien en écrasant des spores dans le réactif iodo-iodure, je n'ai pas pu mettre en évidence d'inclusions amylacées dans la spore mûre.

L'examen des spores immatures, dont la membrane n'est pas teintée, est beaucoup plus facile *in vivo* que celui des spores mûres. Dans les capsules vertes, dont la coiffe vient de tomber et dont l'anneau est rouge, les spores ne sont déjà plus groupées en tétrades. En utilisant l'huile de paraffine comme milieu d'observation, on évite les phénomènes de plasmolyse ou de turgescence trop forte.

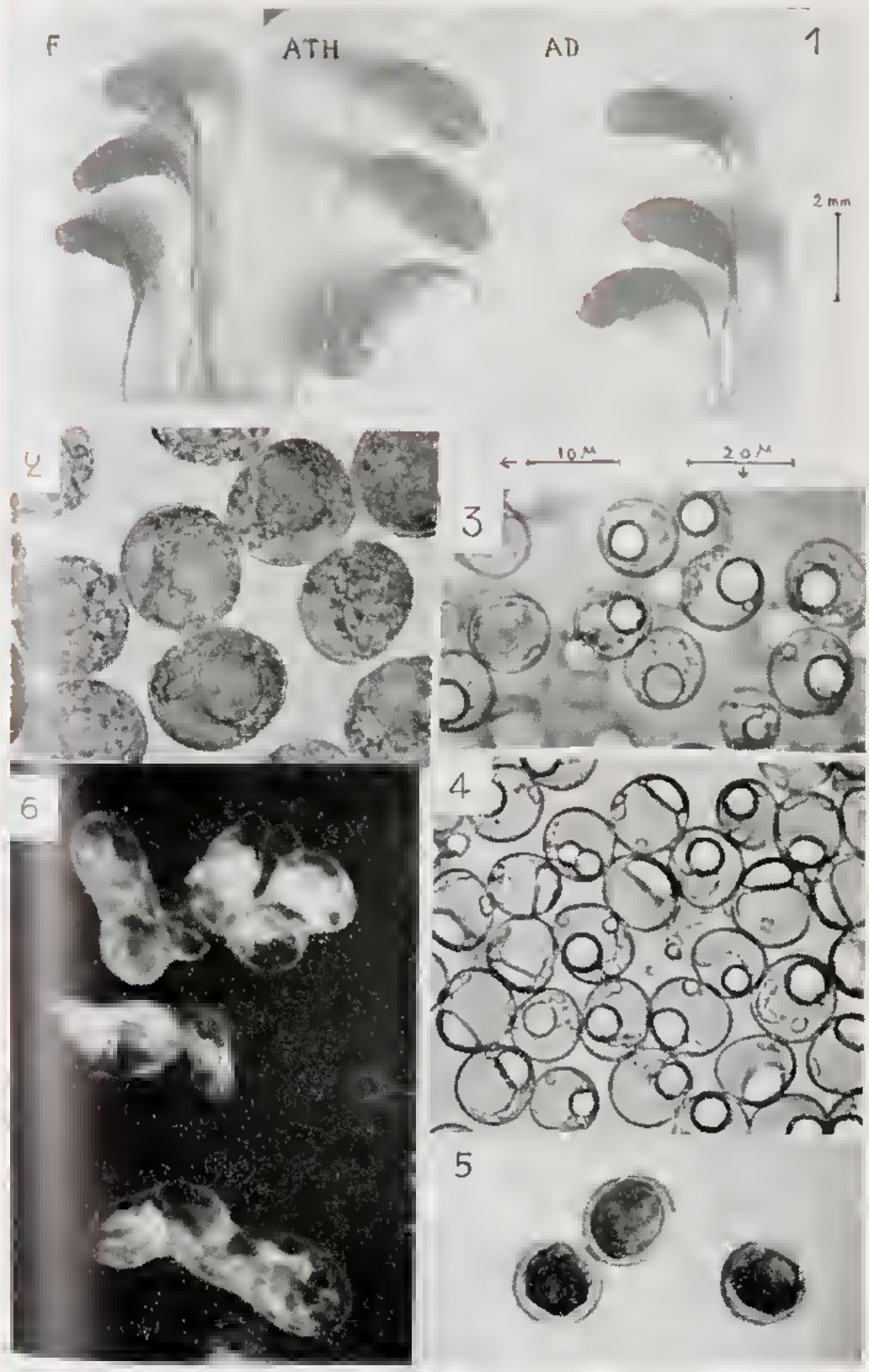
L'huile de la spore, d'abord uniquement à l'état de petites gouttes, se rassemble vite, l'une des gouttes prédominant par sa grosseur. Parmi les sphérules lipidiques, de tailles variées, les plus petites sont agitées d'un faible mouvement brownien. Plus tard, à côté de la grosse goutte d'huile persistent toujours des gouttelettes qui noircissent sous l'action des vapeurs d'acide osmique.

Les plastes sont petits, verts, peu nombreux et montrent des figures de division.

L'unique vacuole est d'abord centrale. Mais avec l'augmentation croissante de la goutte lipidique principale, cette vacuole est bientôt dejetée sur le côté. Elle est visible grâce au jalonnement de gouttelettes osmiophiles qui suivent son contour (pl. 1, fig. 3). Si on laisse les jeunes spores quelque temps (20 minutes par exemple) en contact avec de l'eau de source, qui est hypotonique, la vacuole gonfle, s'appuie contre l'huile et les deux sphères se déforment par compression (pl. I, fig. 4).

PLANCHE I. — FIG. 1. Capsules de souches SF et AD, courtes, à petit opercule plutôt pointu. Capsules de souche ATH, longues, à large opercule plutôt plat. — FIG. 2. Spores mûres, mises dans l'eau depuis 5 minutes. On voit distinctement l'espace clair latéral. — FIG. 3 et 4. Spores immatures observées dans l'eau ; 3. dès la mise en contact avec l'eau. Sur une des spores (au centre) on voit l'emplacement de la vacuole, jalonnée par les plastes et les gouttelettes osmiophiles ; 4. après 20 minutes de séjour dans l'eau. La vacuole a gonflé et l'huile est déformée par compression. — FIG. 5. Spores tuées par action de l'eau de Javel, desséchées et remises dans l'eau. Elles ont repris leur forme arrondie bien que le cytoplasme soit rétracté. — FIG 6. Germination de spores immatures de 3 jours ½, sur milieu A. La capsule mère était verte, les spores mouillées par le liquide du sac sporifère. Les plastes se sont multipliés. Les tubes germinatifs, de calibre supérieur au diamètre des spores, s'allongent lentement.

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

En observant, dans l'huile de paraffine, des spores plus évoluées dont l'exospore commence à se teinter, on voit encore une seule vacuole latérale sphérique et plus petite que la goutte lipidique ; mais l'exospore, moins élastique, ne permet plus son gonflement rapide au contact de l'eau. Contrairement à Eymé je n'ai pas observé d'état fragmentaire du vacuome dans les stades âgés.

A l'état sec, la spore mûre de Funaire a l'aspect d'une balle crevée, avec une concavité due à la contraction du protoplasme et du vacuome lors de leur déshydratation. Mise au contact d'un liquide aqueux, elle s'arrondit en l'espace de quelques secondes. Le même phénomène se produit aussi bien par trempage dans l'alcool ethylique de degré inférieur à 80°. Il est plus lent avec l'alcool à 80° et ne se produit plus avec les alcools de degré plus élevé.

Il faudrait faire des coupes fines, difficiles à réaliser sans modifier la structure physique des spores, pour savoir dans quelle sorte d'espace mettre immédiatement le liquide. Dans les conditions physiologiques, il est possible que la calotte sphérique homogène, tout de suite visible, corresponde à une vacuole dont les colloïdes s'imbibent instantanément ; elle concorde avec l'emplacement latéral de la vacuole observée dans les spores immatures.

Mais il peut s'agir aussi d'un décollement entre protoplasme et membrane, se remplissant de liquide par le jeu des forces capillaires. En effet, lorsqu'on emploie l'alcool ou le chloroforme, on tue les spores. Desséchées, elles reprennent leur forme primitive avec un renfoncement dans la paroi. Humidifiées ensuite dans l'eau, elles s'arrondissent à nouveau et le phénomène peut se produire autant de fois qu'on veut par dessiccation et mouillage alternatifs. Or, le protoplasme apparaît rétracté, décolle de la paroi sur une grande partie de son pourtour (pl. I, fig. 5) et les déformations des membranes sont alors d'origine purement mécaniques.

## 2. — Méthode employée pour observer la germination.

Pour suivre les phases de la germination d'une manière précise, il est nécessaire d'observer individuellement les spores. Mais leur repérage, qui semblerait *a priori* très simple, présente des difficultés pratiques. Le problème est d'observer les mêmes spores au cours de leur germination sans les déplacer.

J'ai essayé plusieurs dispositifs qui se sont révélés impropres. L'observation des spores simplement posées sur la gélose est impossible à cause des phénomènes optiques gênants. Leur recouvrement par une mince couche de liquide n'est pas durable (absorption par la gélose), provoque facilement de la buée sur l'objectif du microscope lors de l'examen à sec, ou entraîne d'autres complications si l'on se sert d'un objectif à immersion. Le mieux est de recouvrir les spores d'un peu de liquide et d'une lamelle. Mais la diminution d'aération qui s'ensuit retarde notablement les processus de la germination. Par exemple, pour des spores dont la durée moyenne de germination (voir chap. IV) est 17 h 30 dans les conditions standard, on trouve 27 h pour les mêmes spores germant entre lame et lamelle.

L'emploi de la chambre à bulle de Comandon et de Fonbrune ne convient pas malgré la perméabilité de la paraffine à l'oxygène ; il est probable qu'elle est moins perméable au gaz carbonique, nécessaire, ainsi que nous le verrons, à la germination sur milieu minéral. Même sous une simple pellicule de cello-



Source MNHN, Paris

phane la germination est encore retardée, moins toutefois qu'avec la chambre à huile. C'est donc cette méthode que j'ai utilisée.

On remplit l'excavation d'une lame évidée avec le milieu nutritif gélosé et on recouvre momentanément d'une lamelle pour avoir une surface bien plane après solidification. Quelques spores sont ensuite disposées sur la gélose, et le dessin que forme leur ensemble permettra par la suite un repérage individuel facile. On applique ensuite sur les spores un petit carré de cellophane imbibé de solution nutritive et on met une goutte d'huile de paraffine dessus pour observer à l'immersion. La lame est placée dans une boîte de Pétri renfermant du coton humide et le tout est mis en conditions standard. On retire la lame pour faire les observations microscopiques qui doivent être aussi courtes que possible.

Les observations suivantes ont été faites avec des spores récemment récoltées (deux à quatre mois auparavant) et appartenant à diverses souches.

J'ai utilisé le milieu A et aussi le même milieu avec addition de 5 g de glucose par litre. Le glucose augmente un peu le gonflement de la spore (le phénomène est beaucoup plus marqué à l'obscurité). D'autre part, ainsi qu'on le verra plus tard, il permet la germination en l'absence de gaz carbonique et, si la quantité insuffisante de ce gaz est la raison pour laquelle les spores germent plus lentement dans un espace confiné, on peut espérer une plus grande rapidité de germination en présence de glucose.

Cependant, je n'ai pas obtenu, dans l'ensemble, la même rapidité qu'avec les semis aérés maintenus en boîtes de Pétri. Pour le reste il n'y a pas de différence dans le mode de gonflement des spores.

### 3. — Gonflement et émission du filament germinatif.

Au cours des premières heures, l'espace clair optiquement vide disparaît. Tout le contenu de la spore semble devenu granuleux. Au bout de 4 heures, on ne constate généralement pas encore de gonflement mesurable. Mais celui-ci est sensible, pour certaines spores, au bout de 9 h environ. Par exemple, pour 4 spores TSJ sur milieu A on note :

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Diamètre initial (en mm) | 15,6 | 16,9 | 15,9 | 15,6 |
| Diamètre au bout de 4 h (en mm) | 15,5 | 17,1 | 15,9 | 15,6 |
| Diamètre au bout de 9 h 30 (en mm) | 16 | 17,4 | 16 | 16,1 |

Les tableaux 3 et 4 donnent une série plus complète de mesures de diamètres effectuées sur d'autres spores de la même souche ensemencées sur A et de la souche ANZ ensemencées sur A glucosé. Le gonflement ne se fait pas d'une façon tout à fait régulière, et la spore modifie un peu sa forme qui, parfois, devient passagèrement ovoïde. Dans les mesures, il en a été tenu compte et la valeur donnée pour le diamètre est une moyenne. L'augmentation de volume continue progressivement ensuite et se poursuit même un peu après la germination.

L'exospore est manifestement déchirée avant la 13e heure. La première indication de sa rupture, qui se fait sur un segment limité, peut facilement passer inaperçue si elle n'est pas visible de profil. Cette déchirure s'élargit, et ses bords s'écartent d'une manière très progressive. C'est pourquoi il n'est pas pratique de prendre comme critérium la rupture de l'exospore pour évaluer la durée de germination de la spore.

Source MNHN, Paris

TABLEAU 3. — Gonflement de 4 spores (a-d) de la souche TSJ mises à germer sur milieu A. Les données représentent les diamètres moyens de chaque spore, en mm.

Δ : Temps écoulé depuis l'ensemencement ; g : spore germée. La barre au-dessus des chiffres signifie que la déchirure de l'exospore est visible.

| Δ (heures) | a | b | c | d |
|---|---|---|---|---|
| 0 | 17,2 | 17,7 | 16 | 16 |
| 4 | » | » | » | » |
| 11.30 | 18,5 | 20,4 | 18,8 | 18 |
| 14.50 | 20,8 | 22 | 20,8 | 20 |
| 17.45 | 22,5 | 23,6 | 22,2 | 21,3 |
| 20.10 | 23,7 g | 23,75 g | 23 | 22,4 |
| 23.30 | 24 | 24,6 | 23,6 g | 23,2 g |
| 37 | 25,8 | 28,4 | 25,6 | 25,5 |
| 51 | 25,5 | 28 | 26,4 | 26 |

TABLEAU 4. — Gonflement de 5 spores (a-e) de la souche ANZ, mises à germer sur milieu A glucosé à 5 g/l. Mêmes indications que pour le tableau précédent.

| Δ (heures) | a | b | c | d | e |
|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 16,8 | 14,4 | 15,6 | 17,6 | 15,8 |
| 4 | » | » | » | » | » |
| 12.10 | 18,9 | 17,7 | 17,7 | 17,7 | 17,2 |
| 15.10 | 20 | 18,9 | 18,8 | 18,2 | 18,5 |
| 18.20 | 21,6 | 20,2 | 19,4 | 18,8 | 19,6 |
| 20.50 | 23,2 g | 21,6 | 20,8 | 19,6 | 20,8 |
| 24 | 23,5 | 23,2 | 22,8 | 20,8 | 22,8 |
| 37 | 29,6 | 28 g | 27,6 g | 24 g | 27,6 g |

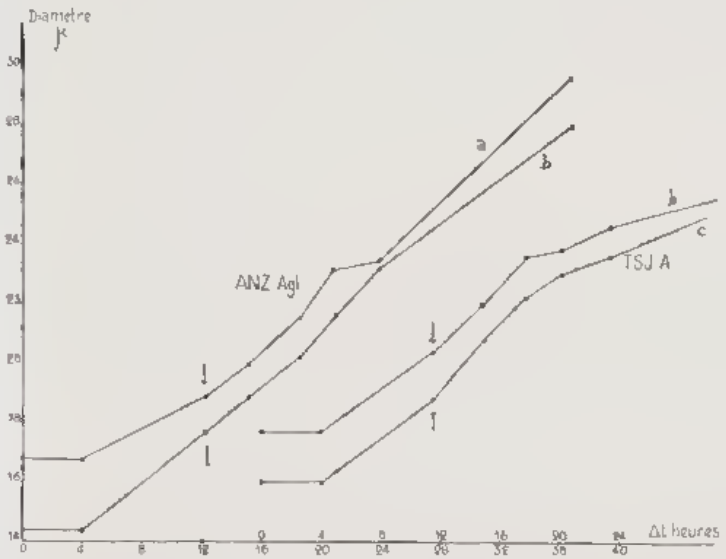



FIG. 4. — Gonflement (augmentation du diamètre) des spores b et c de la souche TSJ sur milieu A et des spores a et b de la souche ANZ sur milieu A glucosé. Données des tableaux 1 et 2. Les flèches indiquent que l'exospore est visiblement déchirée.

Source MNHN, Paris

Les courbes de gonflement (fig. 4) montrent que la spore a peu augmenté de volume lorsque l'exospore se rompt. Celle-ci est donc peu extensible. Elle ne paraît cependant pas offrir une grande résistance à la pression exercée sur elle par le contenu cellulaire, car les courbes ont une pente assez régulière. Elles sont seulement, pour certaines spores au moins, légèrement relevées après la rupture de l'exospore.

Celle-ci reste plaquée sur l'endospore mais elle ne doit pas y être vraiment adhérente car ses parties peuvent se déplacer par rapport à la cellule. Sur certains milieux, d'ailleurs, elle peut même être rejetée à une certaine distance ainsi que cela se passe couramment pour les spores de *Sphagnum*.

Les plastes, faciles à distinguer dans les régions non masquées par l'exospore, sont lenticulaires et se montrent tout de suite chlorophylliens. Leur diamètre augmente (il atteint 4,5-5 μ sur A glucosé).

En même temps, ils se multiplient et, lorsque la spore aura produit ses deux premiers filaments, on comptera environ une dizaine de plastes dans la spore elle-même et le même nombre dans chacun des jeunes filaments.

L'amidon est décelable très tôt et est, naturellement, plus abondant sur milieu glucosé.

L'huile diminue très lentement au cours de la germination. Pour un diamètre moyen initial de 7,7 μ (mesures relatives à 8 spores), on trouve, au bout de 21 h 30, 7,3 μ et au bout de 50 h, 6,7 μ. Au début de la croissance des filaments, l'huile reste souvent dans la spore mais elle peut parfois passer dans la cellule basale d'un filament ou même émigrer plus loin.

Dès que les constituants cellulaires sont bien distincts, on voit les corpuscules osmiophiles, qui continuent à être très nombreux ensuite dans les filaments germinatifs et sont toujours animés de mouvement brownien.

Le filament germinatif apparaît comme une protubérance claire (peu granuleuse), sur un des côtés de la spore. Je considère que le phénomène proprement dit de la germination est alors accompli et que la suite ressort des phénomènes de croissance. Ce stade est facile à déceler chez *Funaria* : le filament est le plus souvent émis sur le côté de la spore, lorsque celle-ci est cultivée sur milieu gélosé et, pour les cas où le point d'émission est situé en-dessous et qu'il n'est pas visible tout de suite au microscope, la croissance est suffisamment rapide pour que, très vite, le filament soit décelable. En outre, sa base est plus étroite que le diamètre de la spore et la zone d'émission est bien nette, contrairement à ce qui se passe chez d'autres espèces où la spore se déforme lentement et progressivement sans qu'on puisse dire à quel moment précis elle est germée.

### 4. — Polarité de la spore.

Lorsque les spores observées sont peu éloignées les unes des autres, le milieu est anisotrope dans le plan horizontal et il est possible que la polarité de germination soit induite par des influences extérieures. Dans les amas cependant, contrairement aux observations de certains auteurs, je n'ai pas vu que le premier filament formé soit émis en direction centrifuge et il m'a paru orienté au hasard par rapport au centre du groupe.

Source MNHN, Paris

Iosebach (1943) a remarqué la même indépendance pour les spores d'*Equisetum*.

Si les spores sont isolées ou éloignées les unes des autres, la surface de la gélose peut être considérée comme isotrope. Il est certain que les influences extérieures jouent quand même dans la détermination du point de sortie du filament : dans les conditions d'éclairement choisies comme standard, le premier filament (qui sort toujours normalement à la spore) est dans la majorité des cas rampant au début, c'est-à-dire que son axe est situé dans le plan du milieu. Mais la direction prise dans ce plan pourrait être déterminée par une polarité interne de la spore.

Il est difficile d'admettre que la spore mûre possède une polarité intraprotoplasmique persistante pendant la germination, car tous les éléments se déplacent. Le noyau est invisible *in vivo*. Le seul axe de symétrie apparent est celui qui est déterminé par la calotte optiquement vide. D'après les observations que j'ai faites, le point de sortie du filament est sans rapport avec cet axe.

Il est plus logique de penser que, si polarité il y a, elle est en rapport avec la structure membranaire. En repérant aussitôt que possible le premier indice d'une rupture de l'exospore, j'ai trouvé une corrélation, non absolue mais significative tout de même, entre cette région et le point de sortie du premier filament.

Si, comme l'affirme Oberheidt (1931), l'exospore se rompt suivant des lignes privilégiées (les arêtes du tétraèdre déterminé par les plans de contact des tétraspores), il s'agit bien là de polarité propre à la spore. Mais chez *Funaria*, j'ai rarement distingué ces lignes, dessinées cependant par Oberheidt. Quoi qu'il en soit, la lumière n'est peut-être pas étrangère au processus, car la région dégagée de l'exospore en premier lieu doit être sensiblement plus éclairée que le reste. La difficulté d'accepter cette interprétation vient de ce que le premier filament sort du côté de la déchirure, et qu'il prend par la suite l'allure d'un rhizoïde, c'est-à-dire qu'il s'amincit et s'enfonce dans la gélose. Or, le rhizoïde est phototrope négatif. Dans les germinations que j'ai effectuées sous éclairage unilatéral, le point d'émission lui-même était situé à l'opposé de la source lumineuse, c'est-à-dire du côté le moins éclairé. On se serait donc attendu plutôt à ce que, sous un éclairage diffus, le filament sorte du côté opposé à la déchirure de l'exospore.

***

En résumé, la spore gonfle progressivement durant la germination, ce gonflement étant sensible au bout de quelques heures. La présence de l'exospore, qui se déchire peu à peu sans offrir de forte résistance, ne provoque pas de discontinuité notable dans la courbe de gonflement.

En milieu isotrope, le point de sortie du filament germinatif est dans une certaine mesure déterminé par la zone de déchirure de l'exospore. En lumière unilatérale le filament est émis à l'opposé de la source lumineuse.

Source MNHN, Paris

## CHAPITRE IV

## DURÉE DE LA GERMINATION DANS LES CONDITIONS STANDARD

La notion de durée de germination a un sens précis lorsqu'il s'agit d'une spore déterminée : c'est le temps qui s'écoule entre l'ensemencement et l'apparition du premier filament germinatif. Mais une telle donnée individuelle ne présente guère d'intérêt et ce sont toujours de grandes quantités de spores qu'on envisage à la fois.

Comme pour tout autre phénomène statistique temporel, il y a plusieurs manières de définir la durée de germination :

Ce peut être le laps de temps nécessaire à l'apparition des premières spores germées, ou à la germination d'un certain pourcentage de spores arbitrairement choisi, ou à la germination de toutes les spores vivantes du lot.

On peut encore caractériser la « vitesse » de germination en indiquant le pourcentage de spores germées en un temps donné (critère utilisé par exemple par LAAGE).

Suivant les cas, tel ou tel mode d'évaluation peut se révéler le plus avantageux, et pour la germination de spores (voir des exemples dans LILLY et BARNETT, 1951, pour les Champignons) ou de graines, on emploie l'un ou l'autre. Les auteurs ne justifient d'ailleurs pas souvent les raisons de leur choix et l'on se contente de ce qui paraît le plus pratique, sans contrôler si c'est l'évaluation la plus précise et la plus significative.

L'épreuve la plus complète consiste à établir une *courbe de germination* figurant, à chaque moment, le pourcentage des éléments germés. C'est ce que je ferai pour les spores de Funaire et, d'après l'allure de cette courbe, je choisirai la quantité qui paraîtra le mieux caractériser la durée de germination. Mais en premier lieu, il faut faire un examen critique du mode de dénombrement utilisé.

Pour toutes les expériences de ce chapitre, je me suis servi de capsules récoltées depuis deux ou trois mois.

### 1. — Contrôle du mode de dénombrement des spores germées.

Malgré les efforts pour répartir uniformément les spores sur le milieu de culture et pour obtenir une densité comparable dans chaque boîte ensemencée, les résultats sont très imparfaits et il est nécessaire de savoir si le pourcentage de germinations compté à un moment donné ne varie pas trop d'une région à l'autre de la même boîte de Pétri, et d'une boîte à l'autre.

Dans ce dernier cas même, il peut intervenir d'autres causes de variabilité : petites différences dans les qualités du milieu ou, surtout, tri involontaire opéré parmi les spores d'après leur ordre de chute ; on peut, par exemple, imaginer que les spores les plus lourdes tombent en premier lors de l'ensemencement, ce qui pourrait amener une sorte de sélection et une différence entre les populations d'une boîte à la suivante.

La densité varie entre une dizaine et une centaine de spores par millimètre carré. Dans les conditions standard cependant, en comparant

Source MNHN, Paris

les zones les plus clairsemées aux zones les plus fournies, les différences entre les pourcentages de spores germées ne sont pas manifestes à première vue. C'est seulement dans le cas de spores isolées ou très dispersées qu'une lenteur relative de la germination est bien apparente. L'influence excitante des spores les unes sur les autres est beaucoup plus nette dans d'autres conditions, par exemple en milieu glucose à l'obscurité, où les spores serrées germent visiblement plus vite que les spores éparses. L'étude de la variabilité des résultats numériques, dans les conditions standard, montrera tout de même que l'influence des spores les unes sur les autres doit exister.

### La variabilité des numérations pour une même boîte.

L'évaluation de la variabilité dans une même boîte a été faite en divisant la gélose en 6 secteurs et en effectuant 4 dénombrements de 50 spores au hasard dans chaque secteur, c'est-à-dire en répétant 6 fois l'épreuve habituellement réalisée dans les expériences ultérieures.

Une même capsule SF a servi à ensemencer deux boîtes. Pour l'une, les dénombrements de spores germées ont été faits au bout de 18 h 30 et pour l'autre au bout de 20 h 30 (tableau 5).

Tableau 5.

| Au bout de 18 h 30 | | Au bout de 20 h 30 | |
|---|---|---|---|
| Nombre de spores germées sur 50 | % moyen par secteur m | Nombre de spores germées sur 50 | % moyen par secteur m |
| 20 – 17 – 25 – 24 | 43 | 41 – 39 – 40 – 40 | 80 |
| 28 – 23 – 26 – 22 | 49,5 | 44 – 44 – 38 – 37 | 81,5 |
| 13 – 20 – 23 – 19 | 37,5 | 40 – 47 – 43 – 40 | 85 |
| 22 – 22 – 23 – 26 | 46,5 | 49 – 41 – 30 – 39 | 79,5 |
| 25 – 25 – 24 – 20 | 47 | 47 – 44 – 41 – 41 | 86,5 |
| 31 – 29 – 21 – 29 | 55 | 44 – 43 – 39 – 41 | 83,5 |
| Moyenne générale : | M = 46,4 % | | M = 82,6 % |
| Écart-type de la distribution des moyennes m : | $\sigma$ = 5,9 % | | $\sigma$ = 2,8 % |

($\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma (m - M)^2}{n - 1}}$, n étant le nombre d'épreuves, soit n = 6.)

On voit que le coefficient de variation $\sigma / M$ (écart-type relatif) diminue lorsque les numérations sont tardives, ce qui paraît évident puisque, les spores germant pratiquement à 100 %, il vient un moment où elles sont toutes germées et où la variance est nulle.

Si l'on représente l'histogramme de fréquence (fig. 5) pour les 24 numérations effectuées au bout de 18 h 30 et dont la moyenne est voisine de 50 %, on voit qu'il paraît compatible avec une distribution normale. Cependant la répartition spatiale des spores germées n'obéit pas rigoureusement à une loi binomiale.

Source MNHN, Paris

En effet, calculons par exemple pour la troisième moyenne partielle obtenue (37,5 %) un intervalle de confiance en appliquant les lois de la distribution normale :

L'écart-type est $\sigma = \sqrt{\frac{pq}{n}}$, p et q étant les probabilités complémentaires des deux éventualités (germées et non germées), n le nombre de spores comptées.

On peut écrire encore $\sigma = \sqrt{\frac{p\,(1-p)}{n}}$.

$p_0$ étant la valeur de p trouvée expérimentalement (soit 0,37), l'intervalle de confiance, au seuil de 5 %, est l'ensemble des valeurs de p pour lesquelles on a : $p - 2\sigma \quad p_0 < p + 2\sigma$

ou $p - 2\sqrt{\frac{p\,(1-p)}{200}} < 0{,}37 < p + 2\sqrt{\frac{p\,(1-p)}{200}}$.

Les valeurs de p limitant l'intervalle se calculent en résolvant cette inégalité. Mais on peut les obtenir immédiatement en se servant d'abaques (Dixon et Massey, 1957, p. 415).

On trouve ainsi 0,29 et 0,43.

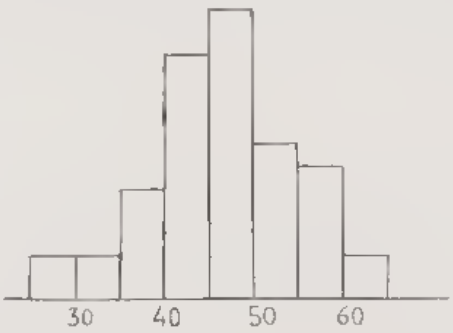



Fig. 5. — Distribution de fréquence des pourcentages de spores germées au bout de 18 h 30. Chaque pourcentage est calculé sur un dénombrement de 50 spores.

Il y a donc 95 chances sur 100 que le pourcentage de spores germées dans l'ensemble de la population (c'est-à-dire la vraie moyenne) soit compris entre 29 et 43.

La même opération pour la dernière moyenne partielle (55 %), donne comme limites de l'intervalle de confiance, en pourcentage, 47 et 63.

Ainsi, les résultats de ces calculs sont incompatibles puisque les intervalles de confiance trouvés ne se recouvrent pas : il ne peut y avoir 95 % de chances qu'un nombre soit situé dans un intervalle donné et dans un autre qui n'empiète pas sur le premier. Par conséquent la méthode précédente de calcul ne peut pas s'appliquer et cet essai montre que la répartition des spores germées à un moment donné n'est pas vraiment aléatoire ; par là se manifeste probablement l'influence des spores les unes sur les autres.

Admettons donc seulement la normalité de distribution des moyennes partielles m consignées dans le tableau 5, et calculons un intervalle de confiance en utilisant la valeur expérimentale de l'écart-type donnée à la fin de ce tableau, et le t de Student-Fisher. La vraie moyenne sera comprise entre $M - 1\sigma / \sqrt{6}$ et $M + t\sigma / \sqrt{6}$.

Pour un coefficient de sécurité de 95 % et 5 degrés de liberté (6 valeurs de m), on a $t = 2{,}57$. Ceci donne, comme limites au % de spores germées au bout de 18 h 30 : 40,2 et 52,6.

Source MNHN, Paris

Malgré l'effectif important de l'échantillon dénombré (1 600 spores), voit que la valeur du pourcentage à un moment donné est définie ec assez peu de précision.

Les calculs qui viennent d'être faits sont toutefois pessimistes. On ut améliorer les résultats en effectuant un certain choix au cours des ombrements : ceci s'obtient en négligeant les zones les plus denses les zones les plus clairsemées. Par ce procédé, les valeurs des pourtages, trouvées successivement lors de la germination d'un lot, pertent d'ajuster d'une manière satisfaisante une courbe continue à distribution en fonction du temps (fig. 6 a), même si les numérations tent sur un moins grand nombre de spores.

### Variabilité des numérations suivant les boîtes.

Les spores d'une même capsule de souche SF ont servi à ensemencer boîtes de Pétri différentes. On trouvera dans le tableau 6 les valeurs, r 4 capsules, des pourcentages de spores germées au bout d'un temps Ces valeurs sont calculées chacune à partir de 4 numérations de spores.

TABLEAU 6. — Pourcentage des spores germées en un temps Δ, pour 4 capsules (a, b, c, d) de la souche SF. Chaque capsule a servi à ensemencer 4 boîtes différentes (1, 2, 3, 4. Chacune des valeurs de D (durée moyenne de germination) a été obtenue graphiquement. m : moyenne pour chaque capsule.

| Δ | a 1 | a 2 | a 3 | a 4 | a m | b 1 | b 2 | b 3 | b 4 | b m |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 14 h | 6,5 | 3,5 | 2 | 2 | 4 | 7,5 | 16 | 9 | 16 | 12 |
| 17 h | 31 | 31 | 21 | 29 | 28 | 62 | 44 | 58 | 45 | 52 |
| 20 h | 67 | 67 | 68 | 54,5 | 64 | 95 | 91 | 91 | 83 | 90 |
| 23 h | 91 | 96 | 85 | 84 | 89 | 99 | 91 | 97 | 89 | 94 |
| 26 h | 90 | 97 | 92 | 90 | 92 | 99 | 96 | 99 | 92 | 96,5 |
| D : | 18h30 | 18h30 | 18h45 | 19h30 | 18h45 | 16h30 | 17h | 16h45 | 17h15 | 17h |

| Δ | c 1 | c 2 | c 3 | c 4 | c m | d 1 | d 2 | d 3 | d 4 | d m |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 14 h | 3 | 3 | 3 | 2,5 | 3 | 4 | 5 | 9,5 | 3 | 5,5 |
| 17 h | 43 | 46 | 30 | 28 | 32 | 30 | 19,5 | 27 | 14,5 | 23 |
| 20 h | 76 | 82 | 79 | 72 | 77 | 56,5 | 50 | 68 | 74 | 62 |
| 23 h | 92 | 93 | 92 | 80 | 89 | 70 | 75 | 84 | 74 | 76 |
| 26 h | 90 | 90 | 98 | 84 | 90,5 | 84 | 89 | 88 | 87 | 87 |
| D : | 17h30 | 17h30 | 18h15 | 18h30 | 18h | 19h30 | 20h | 19h15 | 19h45 | 19h30 |

Sans qu'il soit besoin de faire d'autres calculs, on se rend compte que la variabilité est du même ordre que celle qui existe entre les secteurs d'une même boîte de Pétri.

Il ne paraît donc pas y avoir de causes d'erreurs supplémentaires par le fait qu'un même lot de spores est réparti entre plusieurs boîtes de culture.

Source MNHN, Paris

## 2. — Courbe de germination.

J'appellerai ainsi, par abréviation, la courbe représentant le pourcentage de spores germées en fonction du temps.

Elle a été tracée, fig. 6 *a*, à partir de dénombrements assez rapprochés effectués pour les spores d'une même capsule SF.

Chaque pourcentage correspond à un dénombrement de 400 spores effectué au bout du temps Δ qui s'est écoulé depuis l'ensemencement.

| Δ | 13h15 | 14h | 15h15 | 16h30 | 17h15 | 17h45 | 18h30 | 20h15 | 23h |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| % de spores germées | 2 | 8 | 22 | 40 | 45 | 63 | 73 | 93 | 98 |

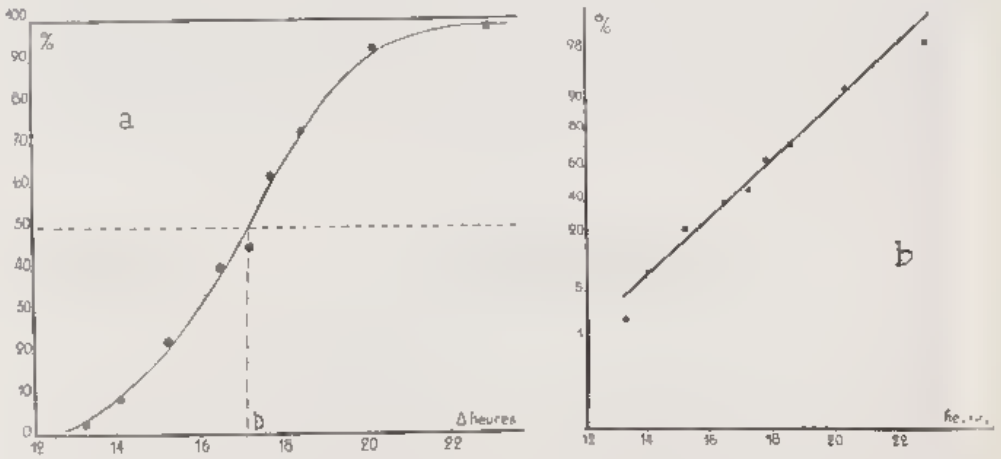



FIG. 6. — Courbe de germination, en conditions standard, des spores d'une capsule SF. a : en coordonnées linéaires ; b : transformation de la même courbe en droite par changement d'ordonnées. Explications dans le texte.

Cette courbe de fréquences cumulées est une courbe en S dont la partie moyenne s'écarte pratiquement peu d'une droite.

Un autre mode de représentation des résultats montrera mieux ses caractères. Il existe un papier graphique (I) permettant de transformer, par un changement d'ordonnées, une courbe normale de fréquences cumulées en une droite (voir DIXON et MASSEY, 1957). On peut opérer la même transformation sur papier graphique ordinaire en se servant de la table des *probits* (voir *Statistical tables* de FISHER et YATES, 1953). En testant la courbe de germination de la fig. 6 *a* par cette méthode, on obtient un alignement très satisfaisant des points suivant une droite, à l'exception des deux points extrêmes : fig. 6 *b*.

La courbe de germination coïncide donc dans sa plus grande partie avec la courbe intégrale d'une distribution normale. Autrement dit, les durées individuelles de germination des spores se répartissent normalement autour d'une *durée moyenne D* qui est également la médiane de la distribution : *c'est le laps de temps nécessaire pour que* 50 % *du total des spores soient germées.*

(1) Papier de HENRY ou *normal probability paper.*

Source MNHN, Paris

Pratiquement, pour connaître D, il suffira de faire deux dénombrements à des moments convenables :

Les pourcentages devront être compris entre 20 et 50 pour l'un, 50 et 80 pour l'autre. Quelques rapides observations permettront de se rendre compte du pourcentage approximatif à un moment donné.

D sera obtenue par intrapolation, en assimilant à une droite la portion de la courbe de germination comprise entre les deux points trouvés.

Ainsi que je l'ai dit, j'ai dénombré en général 4 fois 50 spores pour obtenir une estimation du pourcentage. Dans le cas d'une variabilité assez grande dans ces dénombrements, j'en ai effectué 8 au lieu de 4.

De plus, je me suis rarement contentée de deux épreuves et j'ai contrôlé l'allure de la courbe de germination en déterminant d'autres points.

Je n'ai pas fait de calcul d'erreur sur D mais, empiriquement, dans le cas où les courbes sont le plus relevées, on peut estimer que D est connue à 1/2 h. près en plus ou en moins. Le tableau 6 donne une idée des écarts obtenus avec 4 mesures de D effectuées indépendamment pour les spores d'une même capsule dans les mêmes conditions d'expérience.

Du tableau 5, on peut encore tirer comme mesures extrêmes de D : 18 h 15 – 19 h 10 (1).

Selon les nécessités expérimentales, je donnerai telle ou telle indication sur la germination :

Je me contenterai souvent des valeurs de D. Cela sera suffisant pour tous les cas où la germination est quasi-totale (90-100 %) et où les courbes de germination sont aussi redressées que dans les conditions standard.

Quand la germination sera incomplète (plus de 15 ou 20 % de spores inertes), il m'arrivera de mentionner encore une valeur pour D, qui n'aura évidemment plus la même signification statistique. Mais en général des précisions complémentaires seront données.

De plus, dans des conditions peu favorables, D ne suffit pas à caractériser la germination d'un lot, car celle-ci s'étale diversement dans le temps. Autrement dit, la variance de la distribution change. Il sera bon alors de tracer grossièrement les courbes de germination, obtenues à l'aide de quelques points.

Dans quelques occasions seulement, il sera pratique et suffisant de comparer des pourcentages à un moment arbitrairement choisi.

### 3. — Variabilité inhérente aux capsules de souche pure.

Dans le tableau 6, on voit qu'entre les valeurs de D propres à chacune des capsules, il y a des différences qui dépassent celles qui sont dues à la variabilité des dénombrements. Comme il s'agit de capsules de souche pure provenant de la même culture et récoltées au même moment, il est à peu près impossible de trouver les causes de ces différences.

Pour avoir une idée de leur ampleur, de nouvelles mesures de D ont été faites sur des lots plus nombreux de capsules SF.

(1) Le couple de valeurs extrêmes 55-86 exige une extrapolation, ce qui est dangereux. C'est pourquoi, dans ce cas, je tiens compte de la pente de la courbe, qui est toujours à peu près la même dans les germinations complètes des lots en conditions standard.

Source MNHN, Paris

On trouve, pour 13 capsules :

16 h 30 – 17 h – 17 h 20 – 17 h 40 – 18 h 15 – 18 h 20 – 18 h 30 – 18 h 40 – 19 h 15 – 20 h – 22 h – > 25 h et ?.

Moyenne : 18 h 30 (compte non tenu des 2 dernières capsules).

Écart-type : $\sigma = 85$ min.

Les courbes correspondantes, tracées à partir des valeurs observées des pourcentages, ainsi que celles relatives aux capsules du tableau 6, sont représentées ensemble, fig 7 (2,SF).

On voit que 15 courbes sur 17 sont assez bien groupées et que deux autres s'écartent nettement du faisceau, surtout l'une, germée à 4 % au bout de 23 h, qui est tout à fait aberrante. Cependant ces deux fois étaient germés à 95 ou 100 % au bout de 40 heures et les spores étaient donc bien vivantes.

En dehors de ces accidents, on peut estimer que D est, pour la souche SF, compris entre 16 h 30 et 22 h. On verra que la variabilité est assez grande par rapport à celle des autres souches.

Au cours des expériences ultérieures, j'ai retrouvé parfois des capsules anormalement « lentes », et dans d'autres souches également. Les protonèmas issus des spores de ces capsules ont toutefois, autant que j'ai pu le vérifier, une croissance normale et la même forme que les autres. Ce caractère « lent » ne paraît donc pas avoir une cause génétique provenant elle-même d'une contamination des cultures. Il paraît dépendre plutôt de l'histoire particulière du développement de la capsule, entraînant des modifications phénotypiques des spores.

Étant donné les différences de comportement entre capsules, il vaut mieux, dans la mesure du possible, utiliser les spores d'une seule capsule pour comparer, par exemple, les effets de plusieurs milieux différents sur la germination. Malheureusement, lorsqu'on a plus de 3 ou 4 milieux à comparer, le contenu d'une seule capsule ne suffit plus et on doit alors utiliser un mélange de spores issues de plusieurs capsules et effectuer des dénombrements sur une plus grande quantité de spores pour diminuer la variabilité des résultats.

## CHAPITRE V

## VARIATIONS DE LA DURÉE DE GERMINATION SUIVANT CERTAINS FACTEURS INTERNES

Indépendamment des fluctuations mentionnées précédemment et dont on ne peut définir les causes, on doit s'attendre à trouver des durées moyennes de germination différentes suivant les propriétés génétiques des spores et suivant leur état physiologique au moment de l'ensemencement. On verra qu'il est parfois difficile de départager ce qui revient à l'une ou à l'autre de ces deux dernières catégories.

Les expériences qui suivent ont toutes été faites dans les conditions standard, avec le milieu A.

Source MNHN, Paris

### 1. — Variation suivant la race ou le lot naturel récolté.

Pour comparer la durée de germination des spores de plusieurs souches pures, il faut *a priori* que toutes choses soient égales d'ailleurs, c'est-à-dire que les capsules proviennent de cultures faites en même temps, au même endroit, et qu'on les utilise au bout d'un même laps de temps après leur récolte. Ceci est difficile à réaliser car des cultures débutées au même moment sont plus ou moins précoces ou tardives suivant la race, et les capsules n'arrivent pas simultanément à maturité.

Les capsules des souches utilisées dans l'expérience suivante (tableau 7, *a*) ne satisfont pas vraiment aux conditions requises.

TABLEAU 7. — Valeurs de D pour des capsules de souches différentes.

| Souche | Temps écoulé depuis la récolte | D en heures | Moyenne D m | Écart-type en minutes | Intervalle de confiance au seuil 5 % en heures (*) |
|---|---|---|---|---|---|
| | — | — | — | — | — |
| *a*) Mesures effectuées à quelques jours de distance | | | | | |
| | 1 mois | 12.20 12.30<br>12.30 12.40<br>12.45 12.45<br>13.15 13.35 | 12.45 | 25 | 12.25—13.10 |
| ATH | 5 mois | 13.15 13.30<br>13.30 13.40<br>13.45 13.50<br>14.15 | 13.40 | 20 | 13.20—14 |
| VS | 2 mois | 12.45 13.30<br>13.35 13.45<br>13.50 14.10<br>14.20 14.30<br>14.45 | 14 | 37 | 13.25—14.25 |
| AD | 4 jours | 14.30 14-30<br>15.15 15.30<br>15.45 | 15 | 34 | 14.25—15.50 |
| TSJ | 9 mois | 16 16.45<br>17.10 18<br>18.15 18.30<br>18.45 19.15 | 17.50 | 60 | 16.55—18.45 |
| *b*) Mesures effectuées à des moments quelconques | | | | | |
| AD | 4 mois | 15.30 15.30<br>16.30 16.30<br>17 17.30 | 16.30 | 48 | 15.35—17.15 |
| TSJ | dès la récolte | 15 15.30<br>16 16.30<br>17 18 | 16.20 | 65 | 15.12—17.28 |
| TSJ | 4 mois | 15.15 16<br>16 16.15<br>17.15 | 16.10 | 43 | 15.15—17 |

(*) On admettra que la distribution de D est normale.

Source MNHN, Paris

Elles ont bien été expérimentées à peu près simultanément. Elles proviennent de cultures effectuées dans la même serre. AS, F et AD, débutées en même temps (30 décembre) ont été récoltées respectivement le 31 juillet, le 20 août et le 20 septembre suivants. Mais ATH, débutée le 23 juin de l'année précédente, était récoltée depuis le 11 mai et TSJ, débutée en mars, était récoltée depuis janvier.

Entre les valeurs de D, il y a des différences significatives, surtout pour lasouche TSJ d'une part et les souches F, ATH et AS d'autre part.

Les expériences faites à d'autres époques (tableau 7, *b*) donnent pour les mêmes souches d'autres valeurs moyennes de D. La comparaison de ces moyennes avec celles du tableau 7, *a*, montre des différences significatives (1). De petites variations dans les conditions expérimentales ou dans les durées de stockage des capsules d'une même souche ont un effet apparent bien que peu prononcé.

Quant aux différences trouvées entre les souches pour la durée moyenne de germination, on ne peut pas certifier qu'elles expriment des caractères génétiques. Elles pourraient être dues à des circonstances de culture ou de récolte. D'après les nombreuses mesures de D que j'ai effectuées au cours de ce travail, je peux cependant dire qu'une souche telle que SF qui, pour 2 générations, et des durées de stockage inférieures à un an, a présenté une valeur moyenne de D de 18 h 30 est une souche à germination lente.

On voit, d'après ce qui précède, qu'il est difficile de mettre en évidence les différences raciales dans la durée de germination, car elles sont petites par rapport aux fluctuations phénotypiques ou expérimentales.

J'ai expérimenté aussi, peu de temps après leur récolte (1 à 3 mois), des lots de capsules provenant directement de stations naturelles (tableau 8).

Tableau 8. — Valeurs de D pour des capsules récoltées directement dans des stations naturelles.

| Lot | D | Dm | $\sigma$ |
|---|---|---|---|
| $D_0$ | 18 h 45 – 19 h – 19 h – 20 h – 20 h 30 – 20 h 30 20 h 35 – 20 h 40 – 23 h – (+ une capsule lente à D > 26 h) | 20 h 15 | 77 min. |
| $G_0$ | 20 h 15 – 20 h 30 – 20 h 40 – 20 h 45 – 21 h 15 21 h 15 – 21 h 30 – 21 h 45 – 22 h 30 | 21 h 05 | 40 min. |
| $BI_0$ | 18 h 15 – 18 h 15 – 18 h 30 – 19 h – 21 h – 22 h 15 22 h 30 – 22 h 30 – 24 h 30 – 26 h – 26 h | 21 h 40 | ≠ 3 h |

Les différences entre les moyennes de D sont faibles, bien que les formes protonémiques propres à ces lots ne soient pas les mêmes.

A part une capsule aberrante, le lot $D_0$ est assez homogène.

$G_0$ l'est particulièrement, et cela ne semble pas être dû à un hasard d'échantillonnage car la même homogénéité s'est retrouvée dans d'autres expériences où je me suis servi de ce lot.

(1) La comparaison des valeurs moyennes de D, dans le cas où les intervalles de confiance se recouvrent partiellement, se fait par la méthode exposée au chapitre X.

Source MNHN, Paris

$BI_0$ est au contraire très variable quant à la durée de germination. Les faisceaux de courbes (fig. 7) relatives aux deux derniers lots ainsi que la souche SF permettent une comparaison immédiate des variabilités de comportement.

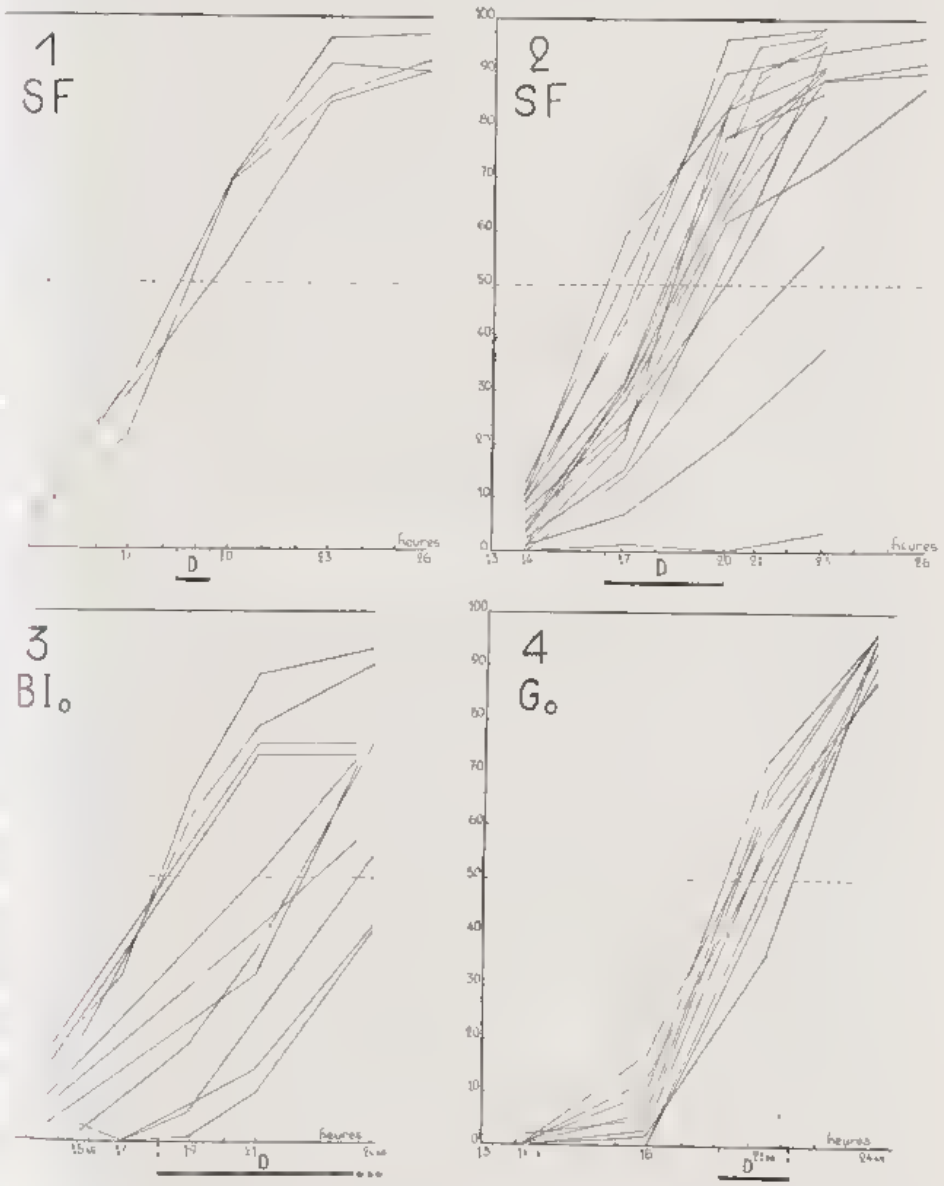



FIG. 7. — 1. Courbes de germination obtenues pour une population de spores provenant de la même capsule SF, et réparties dans 4 boîtes de Pétri différentes. 2. Faisceau des courbes de germination correspondant à 17 capsules différentes de la souche SF. 3. Mêmes courbes pour 11 capsules du lot naturel $BI_0$. 4. Mêmes courbes pour 9 capsules du lot naturel $G_0$.

Dans le cas de $BI_0$, il ne s'agit pas, comme chez SF, de la présence de quelques capsules aberrantes et d'une fluctuation autour d'une valeur centrale. Toutes les courbes ont à peu près la même pente et elles sont dispersées dans leur ensemble. Or, ce lot est le seul qui se soit révélé

Source MNHN, Paris

hétérogène quant à la forme des protonémas (voir chap. XI). Il semble donc bien ne pas être pur du point de vue génétique.

On remarquera en outre que les valeurs de D trouvées pour les trois lots précédents sont supérieures à celles qu'on obtient en serre. Ce n'est pas un hasard non plus, car les quelques expériences faites avec des capsules d'autres provenances, récoltées dans la nature, ont toujours donné pour D des valeurs de cet ordre. Par exemple, pour $TSJ_0$, 2 mois après récolte, D = 22 h 30, au lieu de 15 – 18 h pour la souche pure issue d'une spore de ce lot.

Pour $ATH_0$, les durées sont encore plus élevées (25 – 34 h) et les courbes de germination plus étalées et plus inclinées que la normale. Mais ici, dans ce lot naturel qui s'est montré homogène quant au protonema, intervient sans doute un phénomène pathologique. Les capsules, ayant été récoltées vertes, ont subi un commencement de dessiccation précoce et la maturation s'est faite ensuite dans des conditions anormales. D'ailleurs, la croissance des protonémas eux-mêmes paraît avoir été affectée et s'est montrée plus lente que chez la souche-fille ATH.

Pour les autres lots naturels, il s'agissait de capsules recueillies encore operculées mais mûres (brunes et ridées) et on ne peut invoquer des circonstances anormales pour expliquer la germination lente.

Il paraît donc y avoir entre les conditions de maturation en serre et en plein air une différence qui retentit sur la durée de germination des spores.

Parmi les facteurs pouvant intervenir, on pense en particulier à l'humidité atmosphérique, assez constante en serre et variable dans les stations découvertes où vivent spontanément les Funaires. Une telle influence peut jouer sur les propriétés de l'exospore en voie de différenciation ou encore sur la plus ou moins grande déshydratation de la spore mûre.

On rapprochera cette idée des résultats de Kessler (1913) sur la plus grande lenteur à germer des spores de Mousses xérophytes. Sans oublier, bien entendu, l'existence de différences génétiques importantes entre les durées de germination des différentes espèces, on peut admettre aussi une participation directe de facteurs écologiques contribuant à ralentir la germination des spores de stations sèches.

Il est possible encore que l'action de la lumière et de la température sur la plante, et d'une manière générale toute l'histoire de la maturation des capsules, retentissent sur la constitution de la spore et, parmi les propriétés physiologiques de cette dernière, la durée de germination est un caractère qui paraît très sensible aux influences extérieures.

C'est pourquoi *les variations de D d'origine raciale, relativement petites, seront facilement masquées par d'autres causes de variation.*

Les différences de valeurs de D entre les espèces de Mousses sont notablement plus grandes. Voici, à titre d'exemple, quelques données approximatives obtenues dans les mêmes conditions standard, pour des capsules utilisées très peu de temps après leur récolte :

| | |
|---|---|
| *Dicranella sp.* recolté en novembre | |
| Capsules operculées | 20 – 30 h |
| *Dicranum scoparium* récolté en mai | |
| Capsules ouvertes | 30 – 35 h |

Source MNHN, Paris

| | |
|---|---|
| *...yum argenteum* récolté en décembre (Pas tout à fait mûr) | 36 h |
| *Brachythecium rutabulum* recolté en novembre et en mai | 40 – 42 h |
| *Brachythecium velutinum* récolté en mai (Proportion assez forte de spores mortes) | 4 – 5 jours |
| *Sphagnum papillosum* récolté en juillet | 6 – 7 jours |
| *Sphagnum cuspidatum* récolté en juillet | 7 – 9 jours |

Aucune de ces espèces n'a germé aussi rapidement que *Funaria hygrometrica*. Mais aucune ne s'est révelée aussi lente que ne l'indiquent BLOCQUEREL et SERVETTAZ. Par exemple, ce dernier auteur fixe à 3 mois le temps nécessaire à la germination des spores de *Brachythecium rutabulum* ; il observe aussi plusieurs cloisonnements de la spore avant l'émission du tube germinatif, phénomène que je n'ai pas rencontré. Cela montre à quel point la durée et le mode de germination peuvent dépendre des conditions expérimentales, même quand celles-ci sont considérées comme « moyennes » ou « normales ».

### 2. — Influence de la durée de conservation des capsules. Vieillissement.

Ce qui précède a trait aux capsules stockées depuis peu de temps. Les valeurs de D, trouvées pour un même lot à différentes époques, ne montrent rien de nouveau quant à leur variabilité, au moins pendant l'an. Mais celle-ci passe à un autre ordre de grandeur lorsqu'on s'adresse aux lots plus anciennement récoltés.

Je rappelle qu'il s'agit de capsules mûres conservées en enveloppe de papier ou de cellophane, dans un laboratoire dont l'air est relativement sec (environ 45 % d'$H^2O$).

Des ensemencements ont été effectués en 1956 pour $SF_o$ et SF, à partir des lots suivants :

SF 1955, provenant de culture pure de 2e génération (culture issue d'une spore de SF 1954). Au moment de l'expérience, la durée de stockage était de 1 an.

SF 1954, provenant de culture pure à partir d'une spore $SF_o$. Stockage de 2 ans ½.

$SF_o$, recolté en 1952. Lot originel venant de la même serre où ont été cultivées ensuite les souches pures. Au contrôle, ce lot se révèle homogène quant à la forme des protonémas issus de ses spores. Stockage de 4 ans ½.

Les faisceaux des courbes de germination correspondantes sont représentés fig. 8.

En comparant avec la fig. 7, 2, on voit qu'il n'y a pas de différence de comportement entre les spores de capsules conservées respectivement quelques mois et 1 an.

Pour celles qui ont été conservées 2 ans ½, l'étalement du faisceau de courbes est beaucoup plus important et la valeur moyenne de D augmente.



Source MNHN, Paris

Enfin, les capsules récoltées 1 ans ½ avant l'expérience montrent une diversité encore plus grande. Certaines se comportent comme des capsules fraîches : D est du même ordre de grandeur et les courbes ont même pente. D'autres capsules sont fortement retardées et les courbes

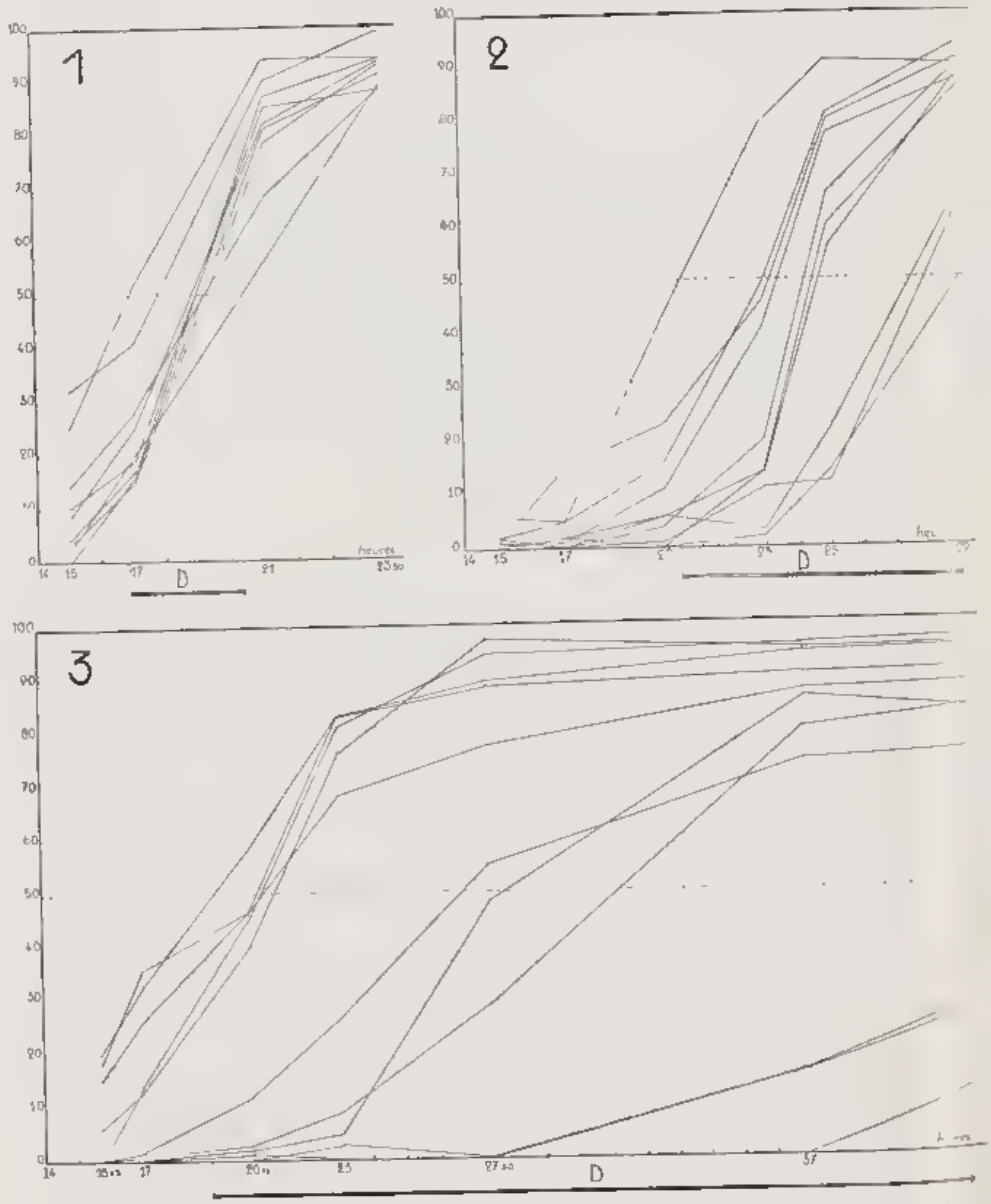



Fig. 8. — Influence de la durée de stockage des capsules sur les courbes de germination. 1. Capsules SF récoltées 1 an avant l'expérience. 2. Capsules SF récoltées 2 ans ½ avant l'expérience. 3. Capsules $SF_0$ récoltées 4 ans ½ avant l'expérience. Le vieillissement se traduit par la dispersion des courbes, leur pente plus faible et l'augmentation de D.

de germination sont plus inclinées (c'est-à-dire que le comportement des spores d'une même capsule est plus variable). En plus, un certain pourcentage de spores ne germe pas, même au bout de 5 jours ; elles peuvent être considérées, au moins en partie, comme mortes.

Source MNHN, Paris

En s'adressant à des récoltes plus anciennes, on trouve que leur proportion de spores capables de germer diminue ; le retard de celles qui germent augmente ; et la variabilité est de plus en plus grande dans une même capsule et d'une capsule à l'autre.

Voici les résultats d'ensemencements faits en 1956, à partir de capsules longtemps stockées au laboratoire :

$C_0$ (récolté en 1951). Stockage : 5 ans ½

| Capsule | 21 h | 42 h | 53 h | 67 h |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 0 | 50 | 78 | 82 |
| 2 | 0 | 44 | 54 | 56 |
| 3 | 0 | 12 | 21 | 16 |

$R_0$ (récolté en 1949). Stockage : 7 ans.

| Capsule | 41 h | 50 h | 92 h | Capsule | 41 h | 50 h | 92 h |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 58 | 65 | 73 | 4 | 48 | 53 | 50 |
| 2 | 39 | 67 | 58 | 5 | 7 | 14 | 34 |
| 3 | 32 | 53 | 51 | 6 | 1 | 6 | 15 |

La variabilité se constate encore bien 6 ou 7 jours après l'ensemencement. A côté de spores inertes, on trouve des germinations à 1 ou 2 filaments courts et des protonémas qui ont déjà 2 mm de diamètre.

D'autres ensemencements faits à partir d'échantillons conservés en herbier (herbier C. E. B. Bonnet, Genève) donnent des résultats comparables : germination des spores retardée et partielle pour des capsules conservées depuis un temps variant de 1 ans et demi à 7 ans, à condition qu'il s'agisse de capsules récoltées mûres.

Pour des durées de conservation plus grandes, on trouve encore une petite proportion de spores aptes à germer, ainsi que l'a montré le seul essai que j'ai pu faire sur un lot conservé pendant 9 ans ($R_0$ 1919, ensemencé en 1958). Les plus précoces des germinations obtenues se révèlent encore capables d'évoluer normalement, quant à la forme et au développement du protonéma, bien que celui-ci reste de petite taille. Mais d'autres, parmi les germinations très retardées, évoluent lentement puis meurent. La longévité maximum des spores pour *Funaria hygrometrica*, dans les conditions précisées ci-dessus, doit être fixée aux environs de 10 ans, ce qui est inférieur au chiffre donné par Malta (16 ans).

Ainsi, le vieillissement des spores entraîne d'abord une augmentation de la durée de germination qui n'est accompagnée d'aucun phénomène pathologique : croissance et développement subséquents sont normaux (voir chap. X). Puis au bout d'un certain nombre d'années, très variable suivant les spores, mais compris dans la majorité des cas entre 4 et 10 ans, les spores subissent une altération progressive avant de mourir.

### 3. — Germination des spores immatures.

La spore est mûre lorsqu'elle a atteint le terme de son évolution cytologique et physiologique dans des conditions normales, et qu'elle passe à l'état de vie latente. Cela correspond au maximum d'épaississement et de coloration de l'exospore et à un certain degré de dessiccation.

Source MNHN, Paris

Pratiquement, si les sporogones se sont développés dans un milieu normal tel qu'en offre une station naturelle, on sait que les spores sont mûres lorsque l'opercule des capsules tombe. C'est le critère adopté par SERVETTAZ.

Dans les cultures faites en serre et non arrosées pendant la fin de maturation des capsules (le substrat des cultures est simplement imbibé d'eau par capillarité), on obtient généralement la dessiccation des sporogones sans que l'opercule se détache. Le brunissement des capsules et leur aspect ridé sont alors les indices pratiques de leur complète maturité.

De toute façon, ces critères sont assez grossiers et les spores de capsules différentes et d'aspect identique peuvent, sans que ce soit visible, n'être pas au même degré de maturité physiologique. SERVETTAZ invoque un tel phénomène pour expliquer de grosses différences dans les vitesses de germination entre capsules d'une même récolte.

Cependant quelques expériences m'ont montré que, chez *Funaria*, ces phénomènes sont négligeables. La variabilité constatée entre les vitesses de germination des différentes capsules d'une même souche ne peut être imputée à des différences de maturité, ainsi qu'il ressort de ces exemples :

Des capsules SF, TSJ et ATH ont été prélevées sur des cultures dont les sporogones étaient en partie mûrs, en partie verts. Les ensemencements faits immédiatement ont porté sur les spores de capsules brun-foncé et ridées, brun-rouge et ridées, orangé et plus ou moins desséchées.

Aucune différence significative de D n'est apparue entre les divers lots. La variabilité d'une capsule à l'autre dans un même groupe est aussi grande que d'un groupe à l'autre.

Une expérience analogue, après stockage de 4 mois, a donné les mêmes résultats.

Donc, si des différences visibles dans l'état de maturité des capsules n'ont pas de conséquences pour la durée de germination, *a fortiori* on n'aura pas à craindre de variations gênantes lorsqu'on ensemencera les spores de capsules apparemment mûres, *à condition qu'elles aient été assez récemment récoltées*. L'existence de capsules anormalement lentes dans une souche pure provient certainement d'autres causes.

Mais il en est autrement lorsqu'on s'adresse à des spores plus franchement immatures, comme le montre l'exemple suivant :

Semis de spores TSJ provenant de capsules ainsi caractérisées :

I) roux vif, ridées, soie rousse
II) jaune orangé, soie rousse et verdâtre
III) jaune et vert, soie verdâtre
IV) vert, gonflées et de volume maximum.

Les spores IV ont une exospore incolore et une seule grosse goutte d'huile.

L'ensemble des spores est pulvérulent pour les groupes I et II, quoiqu'elles aient tendance à tomber en mottes dans le 2e groupe.

Quant aux capsules III et IV, elles ont un contenu un peu gluant ou même fortement mouillé chez certaines capsules IV ; les spores doivent être alors ensemencées en traînant les capsules sectionnées sur la gelose.

Source MNHN, Paris

Valeurs correspondantes de D, en heures :

I) 18 – 16 – 15 – 17 – 17.
II) 23.30 – 19 – 25 – 21.
III) 28 – 27 – 28.30 – 30. Germination totale.
IV) 44 – 40 – ? (7 % en 3 jours).

Moins les spores sont mûres, plus la durée de germination est grande. Parmi celles du 4e groupe, certaines ne germent pas du tout. Le tube germinatif est, à sa base, aussi épais que la spore qui devient d'abord sphérique puis conique. Les filaments protonémiques offrent ensuite un calibre assez irrégulier (pl. I, fig. 6) et une croissance lente. Dans ce dernier groupe, les germinations sont plus capricieuses.

L'expérience, répétée à d'autres moments et avec d'autres souches, a montré parfois une absence de germination chez des spores de capsules mûres paraissant au moins aussi évoluées que d'autres pour lesquelles la germination avait lieu.

En tout cas, je n'ai jamais pu obtenir la germination, même au bout de 10 jours, chez des spores ayant encore plusieurs gouttelettes d'huile au lieu d'une seule grosse goutte.

D'autre part, si l'on récolte les capsules à l'état sensiblement immature (capsules jaune orangé, jaune verdâtre), on voit que le retard à la germination s'accentue avec la durée du stockage, bien plus vite que pour les capsules mûres. La longévité est beaucoup plus faible. Même si le degré de maturité est peu prononcé, l'abaissement de longévité se fait déjà sentir. Il en est ainsi pour les capsules dont la couleur est orangée ou sensiblement plus claire que celle des capsules mûres. Dans le cas où elles sont encore jaunâtres ou verdâtres, la vitalité des spores se perd très rapidement. Quelques exemples illustreront ces affirmations :

– Funaires récoltées dans l'Isère en 1950 à l'état immature (capsules jaunes et oranges, séchées un peu prématurément) : en 1956, seules quelques rares spores germent. Par exemple, pour tout le contenu d'une capsule ensemencé, on constate la présence d'un protonéma en 6 jours, de deux protonémas en 16 jours. Ces protonémas évoluent d'ailleurs normalement, bien que restant d'assez petite taille, et donnent des bourgeons en moins de 20 jours.

Lots $R_0$. Capsules recoltées en 1951 à l'état immature. Ensemencées en 1955, elles donnent 5 % de germinations en 7 jours, lesquelles évoluent normalement.

Souche SF. Capsules récoltées à divers états de maturité le 20-VII-56. Ensemencement le 15-XII-56, soit au bout de 5 mois :

Capsules mûres ; D compris entre 17 h ½ et 21 h.

Capsules jaune-verdâtres, soies verdâtres, spores plus petites que les spores mûres ; D compris entre 23 h et 25 h ½.

Pour les capsules vertes dont les spores sont encore mouillées, la longévité semble nulle, c'est-à-dire que la dessiccation entraîne la mort.

On remarquera que les spores immatures, dont le volume initial est égal à celui des spores mûres, deviennent vite plus petites durant la période de conservation. Elles subissent certainement une perte d'eau considérable. Cette dessiccation est peut-être la cause de leur vieillissement et de leur mortalité précoces.

Source MNHN, Paris

Laage (1906) obtient une meilleure longévité des spores d'Osmonde en les conservant à l'obscurité dans l'eau distillée à partir du 3e mois de stockage (sachant que, 2 mois après récolte, elles ne sont plus capables de germer à l'obscurité).

Servettaz (1913) conserve du protonéma en vie pendant plusieurs années en l'immergeant dans le liquide de culture, à l'abri de l'air.

Les filaments de protonéma sont peu ou pas réviviscents après dessiccation. Les spores immatures le sont à des degrés divers et il est probable qu'une conservation dans une atmosphère humide accroîtrait leur longévité.

***

On retiendra de ce chapitre la multiplicité des facteurs internes qui agissent sur la durée de germination et dont certains sont difficiles à analyser.

Si la race intervient pour une petite part, les caractères (fidèles par nature) qu'elle confère aux spores disparaissent sous d'autres influences. Celles qui agissent lors du developpement des spores sont sans doute loin d'être négligeables.

## CHAPITRE VI

## ACTION DE QUELQUES FACTEURS EXTERNES SUR LA GERMINATION

J'essaierai d'abord de compléter dans une certaine mesure nos connaissances sur les effets très importants de la température et de la lumière.

En dehors des actions pathologiques, l'influence des sels minéraux sur la germination est moindre que celle des facteurs physiques précédents, puisque les spores germent encore en totalité et sans grand retard en présence d'eau distillée seule.

Voici à titre d'indication, les valeurs de D pour 4 capsules TSJ, les spores de chaque capsule ayant été ensemencées sur milieu A et sur eau gélosée au *Noble-agar*.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| A | 11 h | 14 h 30 | 15 h 30 | 16 h |
| Eau gélosée | 16 h 30 | 16 h | 16 h | 17 h |

Le retard est de même ordre si l'on fait germer les spores sur de l'eau pure, non gélosée.

Je laisserai donc de côté les problèmes concernant la composition du milieu minéral de culture et réserverai pour le chapitre XIII les quelques allusions que j'aurai à y faire.

J'etudierai, par contre, l'effet de certains inhibiteurs naturels de la germination et l'action, sur la germination proprement dite, de substances auxiniques.

Source MNHN, Paris

### 1. — Variations de D avec la température.

L'installation dont je disposais ne m'a pas permis d'opérer simultanément à différentes températures. J'ai donc fait des expériences successives en réglant chaque fois l'enceinte à une température déterminée, et j'ai employé un mélange des spores de 10 capsules pour une série d'expériences. Chaque dénombrement a été fait sur 400 spores.

Le tableau 9 donne les valeurs de D pour les souches SF et TSJ ensemencées sur A.

TABLEAU 9. — Variations de D avec la température.

| | 11° | 16°5 | 18° | 24° | 26° | 29° | 33° | 35° |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| TSJ | 70 h | 36 h | 25 h | 17 h | 14 h 30 | 17 h | 22 h | — |
| SF | 75 h | 39 h | 28 h | 19 h 30 | 18 h 30 | 17 h 30 | 23 h | — |

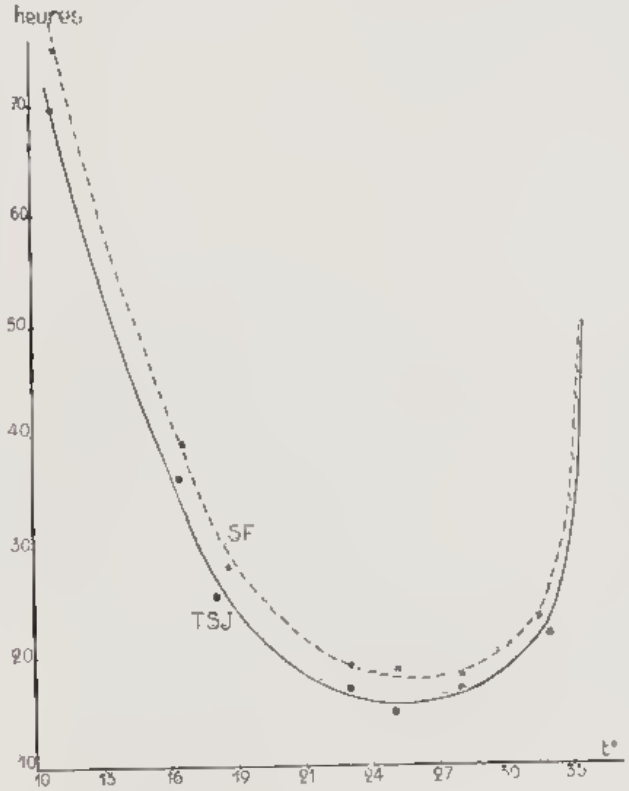



FIG. 9. — Influence de la température sur la durée de germination D. Spores de souches SF (croix et courbe en trait plein) et TSJ (points et courbe en trait interrompu).

La durée de germination est minimum entre 25 et 29°. La courbe (fig. 9) est dissymétrique et présente une forme classique déjà rencontrée par ailleurs lorsqu'on étudie l'influence de la température sur les phénomènes de germination ou de croissance (voir par exemple, pour les Bactéries, THIMANN, 1955, p. 151).

Du côté des basses températures, on obtient encore une germination

Source MNHN, Paris

de l'ordre de 90 à 100 % à 11°, température minimum réalisée ici ; mais la valeur de D est beaucoup augmentée.

Du côté des hautes températures, on voit que D s'accroît plus brusquement qu'elle ne le fait du côté des températures décroissantes. Il y a là non seulement un ralentissement de la germination des spores destinées à germer, mais aussi une proportion de plus en plus grande de spores qui ne germent pas, de sorte que D n'a plus la même signification statistique, ainsi que je l'ai fait remarquer au chapitre IV. D'ailleurs, même quand les spores germent, le filament pousse très lentement.

Vers 35° la germination n'a plus lieu du tout. Cependant les spores ne sont pas lésées, au moins si elles ne séjournent pas trop longtemps à haute température car si, au bout de 3 ou 4 jours, on les transfère à 24°, elles germent normalement en 15 à 20 h. Si le séjour préalable à 35° a lieu à l'obscurité, cela ne change pas le résultat. Après un tel prétraitement, DE FOREST HEALD observait au contraire un retard à la germination en conditions normales. Je n'ai obtenu ce retard qu'après un séjour plus long à 35°, ou à plus haute température. Il est vraisemblable qu'il y a chez *Funaria hygrometrica* des différences raciales de comportement aux températures élevées.

La même expérience a été faite à l'obscurité en milieu glucosé à 5 g/l (concentration optimale de glucose, ainsi qu'on le verra dans le chapitre VII). La courbe obtenue a la même forme que la précédente. On trouve encore, comme dans l'expérience faite à la lumière, que vers 31° un fort pourcentage de spores ne germent pas et un certain pourcentage (10-15 %) ne gonflent pas. Les spores qui gonflent atteignent un diamètre de 35 à 39 μ au lieu de 32 à 35 μ chez les témoins à 24°. Les plastes n'accumulent pas d'amidon et restent petits (5-6 μ) alors qu'ils atteignent 15 μ chez les témoins. Le tube germinatif des spores reste conique et court. On reviendra sur cette expérience au chapitre VII.

Dans l'ensemble, on voit que les phénomènes de la germination sont simplement ralentis par l'effet des températures décroissantes à partir de l'optimum, tandis qu'aux températures croissantes interviennent des phénomènes de blocage d'un autre ordre. Ceux-ci ne peuvent quand même pas être considérés comme pathologiques puisqu'ils sont réversibles, au moins jusqu'à une certaine température. Les atteintes pathologiques apparaissent progressivement aux températures encore plus élevées que celles qui inhibent la germination, ou bien elles apparaissent par un long séjour à température juste inhibante.

La valeur de la température choisie comme standard (24-25°) est légèrement moindre que l'optimum pour les deux races étudiées. Une variation de 1° en plus ou en moins aux environs de 24° correspond grossièrement à une variation de 1h sur D, ce qui n'est pas négligeable. C'est pour cela qu'un conditionnement de température précis est souhaitable si l'on doit comparer la germination de spores d'une même capsule au cours d'expériences non simultanées.

### 2. — Variation de D avec l'intensité lumineuse.

L'égalité de température est difficile à réaliser entre des boîtes de culture exposées à diverses intensités lumineuses car, bien que le milieu soit transparent, il est possible, pour les forts éclairements, que la gélose

Source MNHN, Paris

s' chauffe dans une certaine mesure. Des contrôles précis n'ont pas été f ds. D'autre part, l'atmosphère de l'enceinte climatisée est elle-même à des températures différentes suivant les points, les plus élevées se rencontrant au voisinage des lampes. Pour remédier à ce dernier inconvén nt, une ventilation continue a été assurée pendant les expériences suivantes où les boîtes ont été placées à diverses distances des lampes.

es capsules ont été employées séparément. C'est surtout le lot naturel (b n homogène) $G_o$ qui a été utilisé. Les résultats du tableau 10 s'y ra sporteut et D est donnée pour chacune des capsules.

Tableau 10. — Influence de l'éclairement sur la durée de germination.

| Éclairement en lux | 500 | 1 000 | 2 000 | 3 000 | 5 000 |
|---|---|---|---|---|---|
| D dividuelle en h | 29 – 29.30<br>26.30 – 27 | 26.15 – 27<br>26 – 27 | 25 – 26.30<br>23 – 25 | 23.30 – 26<br>22.45 – 26 | 23 – 23<br>21.30 – 25 |
| D n yenne | 28 h | 26 h 30 | 25 h | 24 h 30 | 24 h |
| Éclairement en lux | 50 | 200 | 500 | 850 | 1 000 |
| D n dividuelle en h | 48 – 43<br>46 – 49 | 32 – 35<br>33 – 35 | 30 – 30.30<br>28 – 30.30 | 27 – 28<br>27 – 28 | 28 – 28.30<br>26 – 26 |
| D n yenne | 46 h | 34 h | 29 h 45 | 27 h 30 | 27 h |

Il apparaît qu'autour de 2 000 lux une variation de 200 ou 300 lux dans l'éclairement ne retentira pas d'une manière prononcée sur la vitesse de germination. Le conditionnement n'a donc pas besoin d'être très précis pour ce facteur.

Aux faibles éclairements, D augmente beaucoup. Cependant, pour 50 lux on obtient encore 100 % de germinations. Celles-ci montrent un seul filament étiolé, comme à l'obscurité.

Sur milieu A, à l'obscurité, la germination est tardive et très étalée dans le temps. Elle est toujours incomplète, même au bout de 10-15 jours. La proportion de spores qui germent dépasse même rarement 50 % et il y a toujours des spores qui restent complètement inertes (pas de gonflement). De plus, la variabilité de cette proportion et de la durée de germination est très grande (fait déjà remarqué par Herrz, 1942), quelle que soit la souche employée. Les spores de certaines capsules peuvent même ne pas germer du tout.

Exemple : Pour une capsule SF au bout de
22 h : 30 % de spores germées.
39 h : 60 % » » »
Pour une autre capsule au bout de
38 h : 4 % de spores germées.
72 h : 5 % » » »

Quelques essais ont été faits également sur milieu A liquide ; on trouve au bout de 42 heures, pour 4 capsules SF, respectivement : 0 – 5,5 – 8,5

Source MNHN, Paris

et 43 % de spores germees. Le comportement est le même que sur milieu gélosé.

L'addition de glucose à toute concentration comprise entre 0,01 g/l et 30 g/l permet par contre une germination complète et rapide à l'obscurité (voir chapitre VII).

### 3. — Effet d'un éclairement temporaire.

D'après les recherches anciennes de Forest Heald, on peut penser que la lumière intervient dans les processus de germination par une action prolongée et non par une excitation de courte durée. Hertz (1912), au contraire, trouve qu'il suffit d'un éclairement de quelques minutes pour induire la germination complète de *Funaria* à l'obscurité.

Afin d'élucider ce point et de savoir si la lumière est plus ou moins efficace selon l'époque d'illumination choisie, j'ai soumis les spores, ensemencées sur milieu A, à des périodes d'éclairement (L) et d'obscurité (O) diversement combinées.

Le nombre d'heures d'exposition a été noté en indice, à droite des signes L et O (tableau 11).

Tableau 11. — Effet d'un éclairement temporaire sur la germination. Explications dans le texte.

Spores TSJ

| Δ | O | $L_4O$ | $O_4L$ | L | Δ | O | $L_4O$ | $O_4L_4O$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 14 h 30 | 0 | 0 | 0 | 2 | 24 h | 0 | 3 | 2 |
| 19 h | 3 | 2 | 31 | 37 | 28 h | 1 | 7 | 8 |
| 21 h 30 | 6 | 9 | 63 | 69 | 43 h | 17 | 44 | 52 |
| 24 h 30 | - | - | 89 | 90 | | | | |
| 40 h 30 | 26 | 49 | | | | | | |

Spores SF

| Δ | O | $L_4O$ | $O_4L$ | L | Δ | O | $L_4O$ | $O_4L_4O$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 19 h | 0,5 | 2 | 31 | 36 | 24 h | 0 | 3 | 2 |
| 21 h 30 | 6 | 9 | 63 | 66 | 28 h | 14 | 7 | 8 |
| 41 h | 26 | 49 | 92 | 98 | 43 h | 17 | 44 | 52 |
| 70 h | 39 | 54 | | | 53 h | 22 | 52 | 65 |

| Δ | O | $O_8L_4O$ | L | Δ | O | $O_{10}L_4O$ | $O_{13}L_4O$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 24 h | 2,5 | 0 | | 23 h | 5 | 5 | 18 |
| 32 h | 16 | 27 | D = 20 h | 35 h | 24 | 13 | 30 |
| 53 h | 24 | 63 | | 46 h | 27 | 10 | 32 |

| Δ | O | $L_{11}O$ | $O_{11}L$ | L |
|---|---|---|---|---|
| 35 h | 1 | 10 | D = 22 h | D = 21 h 45 |

Source MNHN, Paris

Les spores proviennent de plusieurs capsules dont les contenus ont été mélangés. Les chiffres du tableau II indiquent les pourcentages de spores germées, correspondant à des dénombrements de 400 spores effectués au bout du temps Δ.

Une courte période d'illumination ( 4 h), à quelque moment qu'elle débute, semble posséder une très faible efficacité. Elle ne remplace aucunement l'action de la lumière continue. Même une longue période initiale de 11 h d'éclairement, représentant dans le cas particulier de l'expérience la moitié de D témoin, n'a pas d'action nette.

D'autre part, une période initiale d'obscurité, de 4 h ou même de 11 h, ne retarde pas sensiblement la germination.

La lumière n'est donc nécessaire que dans une période assez tardive. Pour qu'elle agisse pleinement, il faut qu'elle soit fournie aux spores jusqu'au moment où le pourcentage maximum de germinations est atteint. Il s'agit d'une action prolongée, et non d'un phénomène d'excitation.

### 4. Nécessité du gaz carbonique pour la germination en milieu minéral.

Étant donné les caractères de l'action de la lumière et la nécessité d'un apport de sucre pour permettre la germination totale à l'obscurité, il semblerait que la lumière intervienne par l'intermédiaire des sucres photosynthétisés. Aussi les expériences de Forest Heald, qui conclut à l'inutilité de $CO^2$ m'ont-elles paru douteuses, et j'ai voulu les contrôler.

Les boîtes de Pétri contenant les spores ensemencées sur milieu A ont été placées dans des exsiccateurs renfermant une solution saturée de potasse, ou, pour les témoins, dans des exsiccateurs semblables renfermant de l'eau. Les couvercles des exsiccateurs sont remplacés par des lames de verre lutées à la vaseline, afin de réaliser un éclairement uniforme.

Dans les récipients témoins, la germination est normale et se fait dans les mêmes délais qu'en conditions standard.

En l'absence de $CO^2$, il n'y a pas plus de germination qu'à l'obscurité complète.

Données pour une capsule SF :

témoin sur la table de culture D = 19 h
témoin en exsiccateur D = 19 h 30

En l'absence de $CO^2$ :

7 % germées en 23 h
5 % germées en 41 h
15 % germées en 90 h

(dénombrements de 400 spores).

Au bout de 8 jours, la proportion de spores germées n'a pas augmenté.

Les germinations présentent un tube mince, étiolé. Les spores non germées sont toutes un peu gonflées, contrairement à ce qui se passe à l'obscurité où une certaine proportion reste inerte. L'huile est entièrement ou presque entièrement consommée. Les chloroplastes se sont très probablement multipliés : on en compte de 20 à 40 par spore. Ils sont arrondis et très verts. L'iode ne donne pas de réaction. Mais les plastes sont visiblement hétérogènes. Les masses plus vertes qu'ils ren-

Source MNHN, Paris

ferment sont toutefois trop volumineuses pour être interprétées comme des grana.

Cette expérience, plusieurs fois répétée, a donné des résultats constants et ceux de FOREST HEALD sont dus sans doute à une erreur de manipulation. La photosynthèse est bien nécessaire à la germination sur milieu minéral.

### 5. — Action de quelques inhibiteurs de germination.

1° INFLUENCE DES CAPSULES IMMATURES.

On a vu que les spores immatures mises sur un milieu gélosé à la lumière sont capables de germer. Or, pour la plupart des espèces de Mousses, on ne trouve jamais de germinations dans les capsules mêmes où, cependant, les spores sont en contact avec un peu de liquide et reçoivent une certaine quantité de lumière à travers la paroi capsulaire. La raison de ce fait peut être cherchée dans l'insuffisance de l'intensité lumineuse ou dans les propriétés du liquide environnant les spores.

La première raison n'est pas valable ou est tout au moins insuffisante, ainsi qu'on peut le montrer : après avoir vidé une grosse capsule verte de sa partie centrale et en avoir lavé l'intérieur à l'eau avec une pipette de verre effilée, on replace dans la cavité une certaine quantité de ses spores ou de spores plus mûres, avec un peu de solution minérale nutritive A ou B, et on referme l'ouverture. La germination a lieu avec la seule lumière filtrant à travers les parois ; elle est seulement un peu retardée par rapport à celle des mêmes spores mises sur le même milieu gélosé.

Inversement, l'expérience d'OPPENHEIMER montre que, même bien éclairées, les spores laissées en place ne germent pas dans la capsule verte.

Le peu de liquide présent autour des spores est donc impropre à leur germination. Mais cela ne prouve pas d'une manière certaine qu'il renferme une substance inhibitrice. Il faudrait faire d'autres essais, en particulier avec des spores mûres, qui germent vite même sur des milieux dépourvus d'éléments nutritifs.

Expériences :

Sur environ 0,1 cc de milieu gélosé standard, emplissant le creux d'une lame évidée, on pose 6 à 8 parties centrales de capsules vertes (columelle et spores immatures) coupées en deux, et on ensemence des spores mûres sur la gélose. Voici, dans un cas, le pourcentage de germinations concernant respectivement les spores situées près et loin des capsules immatures :

— au bout de 17 h 30 — près : 1 % ; loin : 46 %
— au bout de 21 h 30 — près : 73 % ; loin : 97 %

Répétée, l'expérience n'a pas toujours montré des différences aussi accusées, mais les résultats sont toujours de même sens : on constate un retard plus ou moins prononcé de la germination pour les spores situées au voisinage des capsules.

Mais ce retard n'est pas durable. Avant que la germination des spores témoins soit totale, le pourcentage de germination chez les spores influencées par le contenu capsulaire peut rattraper ou même dépasser celui des spores témoins.

Source MNHN, Paris

On peut se demander si cet effet inhibiteur fugace est spécifique, ou si le contenu capsulaire de n'importe quelle autre Mousse pourrait le produire aussi. J'ai fait les mêmes expériences que plus haut, mais avec des capsules immatures de *Pogonatum urnigerum* (L.) P. Beauv., récoltées en un septembre. A ce stade, l'urne est encore verte et les spores, mêlées de liquide, forment une bouillie rougeâtre.

Le contenu est répandu et étalé sur le milieu gélosé et les spores mûres de *Funaria* sont semées dessus. Les spores immatures de *Pogonatum* ne germent pas dans le laps de temps de l'observation.

Pour celles de Funaire, le pourcentage des germinations s'établit ainsi :

| au bout de : | 21 h | 38 h | 42 h |
|---|---|---|---|
| en presence du contenu capsulaire : | 0 | 55 | 95 |
| témoins : | 100 | — | — |

L'inhibition est toujours temporaire, mais elle est plus marquée qu'avec les capsules de Funaires, peut-être simplement parce que celles de *Pogonatum* sont plus volumineuses. A cause de la petitesse des objets, il est difficile de faire des évaluations quantitatives.

Mais il ne fait pas de doute que le contenu des capsules immatures, vraisemblablement le liquide qui baigne les spores, renferme des substances inhibitrices de la germination, dont l'efficacité n'est pas restreinte aux spores de l'espèce même qui les produit.

### 2° Influence du suc de fruits charnus.

Les inhibiteurs de germination des graines n'agissent pas non plus d'une manière spécifique.

Mouwus et Schader (1952) ont montré qu'ils agissent aussi, et par des processus équivalents, sur la germination du pollen, sur celle des zygotes de *Chlamydomonas* et sur la formation des rhizoïdes de *Marchantia* (voir aussi Toole et coll., 1956). Il est à prévoir que les spores de Mousses sont également sensibles à l'ensemble de ces substances. Quelques expériences ont vérifié cette supposition.

J'ai utilisé, soit le liquide contenu sous pression dans les fruits d'*Ecballium elaterium*, soit le jus de tomate. Le suc, filtré, est incorporé cru à la solution gélosée (milieu A) avant sa solidification, ou bien il est stérilisé en même temps qu'elle. Je n'ai pas constaté de différence entre ces deux cas. Les substances actives des sucs sont donc thermostables.

#### 1° *Jus d'Ecballium.*

A la lumière, dans les conditions standard de mes expérience, les graines de cette plante germent au bout de quelques jours (50 % germées au bout de 10 jours). Elles sont dormantes à l'obscurité, et cette dormance suffirait à expliquer qu'elles ne germent pas dans le fruit. Cependant le jus du fruit a un pouvoir inhibiteur sur les graines de la plante et également sur les spores de *Funaria*.

Protocole d'une expérience :

Spores TSJ, 2 capsules.

Jus d'*Ecballium*, à raison de 1 volume pour 2 ou 14 volumes de solution A ; ensemble gélosé à 12 g/l et stérilisé.

Source MNHN, Paris

Le pH, après stérilisation, est 5,6. Les pourcentages de spores germées au bout d'un laps de temps Δ sont reportés dans le tableau 12.

Tableau 12. — Influence du suc d'*Ecballium* sur la germination.

| Δ | A | A+1/14 *Ecb.* | A+½ *Ecb.* |
|---|---|---|---|
| 14 h 30 | 26 % | 0 % | 0 % |
| 18 h | 60 | 24 | 0 |
| 24 h | 95 | 94 | 0 |
| 62 h | | | 11 |
| 86 h | | | 42 |
| 10 jours | | | 70 |

Avec la plus faible concentration en suc, on observe, comme avec le contenu capsulaire de *Funaria*, un retard incontestable (d'autres expériences donnent le même résultat) mais peu durable. La croissance des filaments germinatifs est, au moins au début, un peu plus lente que sur milieu témoin A ; les plastes sont légèrement plus gros.

La forte concentration produit une inhibition très marquée. Le retard intéresse toutes les phases de la germination : le gonflement ne commence qu'au bout de 2 jours, et il ne se produit d'abord que chez un petit nombre de spores ; la courbe de germination est très étalée dans le temps ; le tube germinatif croît très lentement.

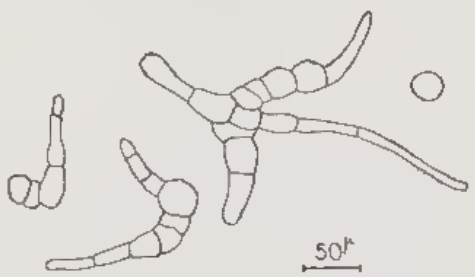



Fig. 10. — Germination de 10 jours sur milieu A additionné de jus d'*Ecballium* (1/3 jus, 2/3 A).

Au bout de 10 jours, les protonémas ont un aspect très anormal (fig. 10). Les spores et les cellules qui en sont directement issues se sont recloisonnées en donnant une petite masse de cellules isodiamétriques ; les parties les plus jeunes des filaments sont minces, ou au contraire renflées à leur extrémité. On retrouve la même dépolarisation partielle décrite par les auteurs qui ont fait agir sur les spores des substances inhibitrices telles que l'acide β-indolacétique ou l'hydrate de chloral (Hertz, D. von Wettstein).

2° *Jus de Tomate.*

Son action inhibitrice de la germination est connue depuis longtemps. Sur les spores de Funaires, elle s'avère beaucoup plus forte que celle du jus d'*Ecballium*.

Protocole d'une expérience :

Spores TSJ, 2 capsules (D = 17 h et 17 h 30 en conditions standard).

Source MNHN, Paris

Concentration en jus : 1 volume pour 3 ou 11 volumes de A. Milieu stérilisé en totalité. Résultats : tableau 13.

Tableau 13. — Influence du suc de Tomate sur la germination.

| Δ : | 2 jours | 4 jours | 5 jours | 13 jours |
|---|---|---|---|---|
| A + 1/14 Tom. | 18 % | 55 % | 80 % | |
| A + 1/3 Tom. | 0 | 0 | 0 | 2 % |

Au bout de 13 jours, les spores cultivées sur le milieu le plus riche en jus de Tomate sont vertes et ont un diamètre de 30 à 35 μ, c'est-à-dire supérieur au diamètre maximum atteint lors de la germination sur milieu témoin. Prélevées à ce moment avec une mince couche de gélose attenante, lavées avec la solution A et transportées sur milieu standard, elles germent normalement.

Il n'est pas démontré, bien entendu, que dans cet ensemble très complexe de substances qu'est un suc de fruits, c'est le même facteur qui agit à la fois sur les spores et sur les graines pour inhiber la germination. Mais il y a, dans les modalités des actions inhibitrices sur les spores et sur les graines, un certain parallélisme qui est en faveur de cette interprétation, appuyée encore par le parallélisme des actions de corps définis, tels la coumarine. Il serait intéressant d'essayer systématiquement sur les spores les inhibiteurs naturels de la germination des graines et de voir dans quelle proportion ces inhibiteurs sont actifs.

### 6. — Action de certaines substances de croissance.

Auxines et hétéroauxines agissent sur les spores et le protonéma, mais les auteurs n'ayant généralement pas séparé germination et croissance, il est bon d'examiner à nouveau l'effet de certains de ces corps sur la germination proprement dite avec la méthode plus quantitative employée ici.

1° Acide β-indolacétique.

Il a été autoclavé en même temps que le milieu de culture. Chaque capsule de la souche SF a servi à ensemencer 3 boîtes. Les concentrations d'AIA ont été comparées 3 à 3 : 0, $10^{-8}$, $10^{-7}$ d'une part ; 0, $10^{-6}$, $10^{-5}$ d'autre part, avec 4 capsules par groupe. Le tableau 14 donne les valeurs de D.

Tableau 14. — Influence de l'acide β-indolacétique sur la germination à la lumière en milieu minéral.

| C. AIA | D (heures) | | | | Dm |
|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 18 | 17 | 18 | 18.30 | 18 |
| $10^{-8}$ | 18 | 16 | 18 | 17.30 | 17.30 |
| $10^{-7}$ | 17.30 | 15 | 15.30 | 17 | 16.10 |
| 0 | 17.15 | 21 | 18.30 | 20 | 19.15 |
| $10^{-6}$ | 23.30 | 42 | 24.30 | 26.30 | 29 |
| | % au bout de 3 jours | | | | % m |
| $10^{-5}$ | 2 | 0 | 5 | 2 | 2 |

Source MNHN, Paris

L'effet de la concentration $10^{-8}$ est négligeable, mais celle de $10^{-7}$ provoque une légère augmentation de la vitesse de germination.

Les teneurs plus fortes sont inhibitrices, et on constate des anomalies de croissance :

A $10^{-6}$ la germination est retardée, la spore hypertrophiée ; les filaments germinatifs sont courts, parfois coudés.

A $10^{-5}$ elle est incomplète et les spores qui germent le font tardivement. La phase de gonflement est elle-même affectée : aucun gonflement en 15 heures, tandis que toutes les spores sont gonflées avec les concentrations inférieures. Parmi les spores qui ne sont pas germées au bout de 10 jours, le gonflement est très variable : certaines ne sont pas du tout gonflées et l'exospore n'est pas rompue, d'autres ont gonflé anormalement et peuvent atteindre 40 $\mu$ de diamètre.

D'après Moewus et Schader (1952), la concentration $10^{-7}$ est aussi celle qui marque l'optimum d'action favorable sur la germination des propagules de *Marchantia*. A $10^{-5}$ et plus, il y a inhibition. On retrouve d'ailleurs les mêmes concentrations actives pour la coumarine et l'acide parasorbique.

J'ai cherché si l'effet de l'AIA sur la germination se retrouvait à l'obscurité en présence de glucose (tableau 15).

Tableau 15. — Influence de l'acide $\beta$-indolacétique sur la germination à l'obscurité en milieu glucosé.

Valeurs de D pour 7 capsules SF utilisées séparément, chacune servant à ensemencer 3 boîtes :

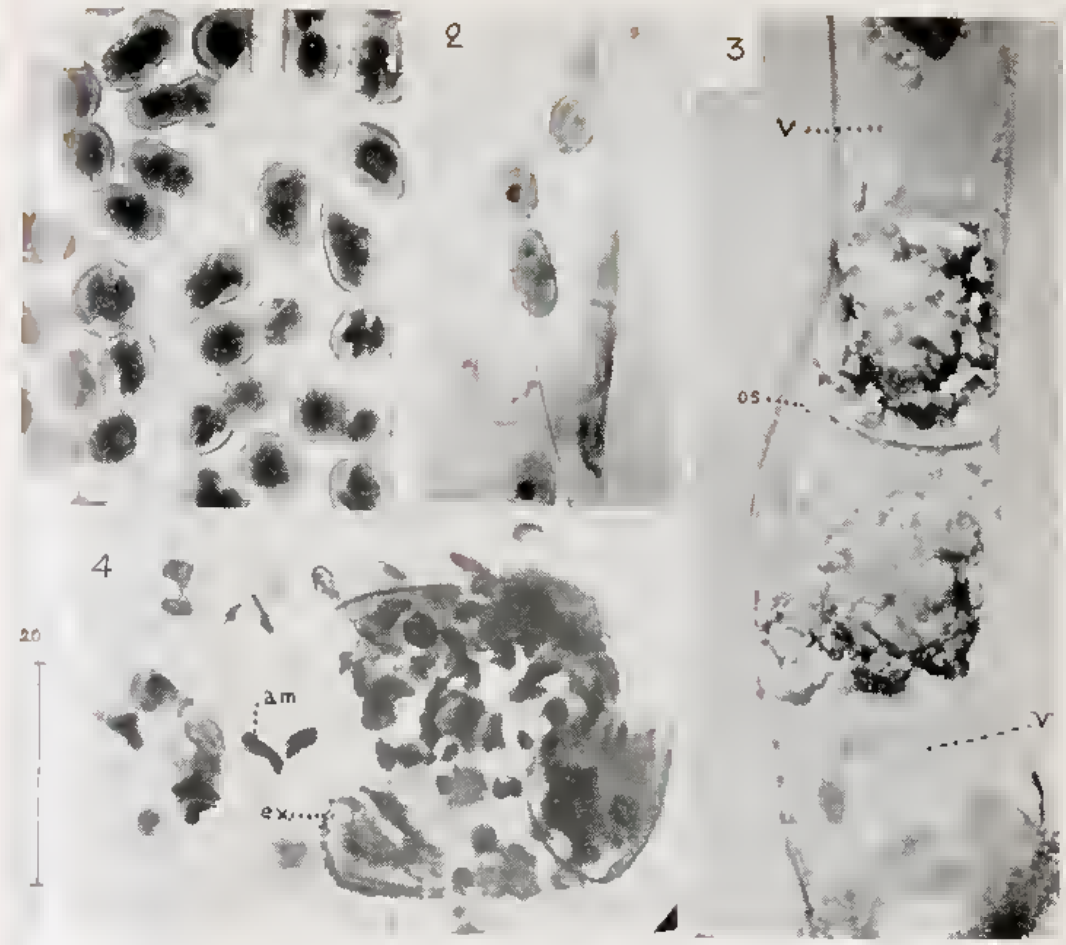
| C. AIA | | | | | | | | Dm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 17.30 | 18 | 18 | 16.15 | 17 | 20 | 20 | 18.15 |
| $10^{-7}$ | 17.30 | 18.15 | 18 | 19 | 18 | 24 | 19.30 | 19.10 |
| $10^{-6}$ | 19 | 21.30 | 21 | 21.30 | 21 | 25 | 23.30 | 21.45 |

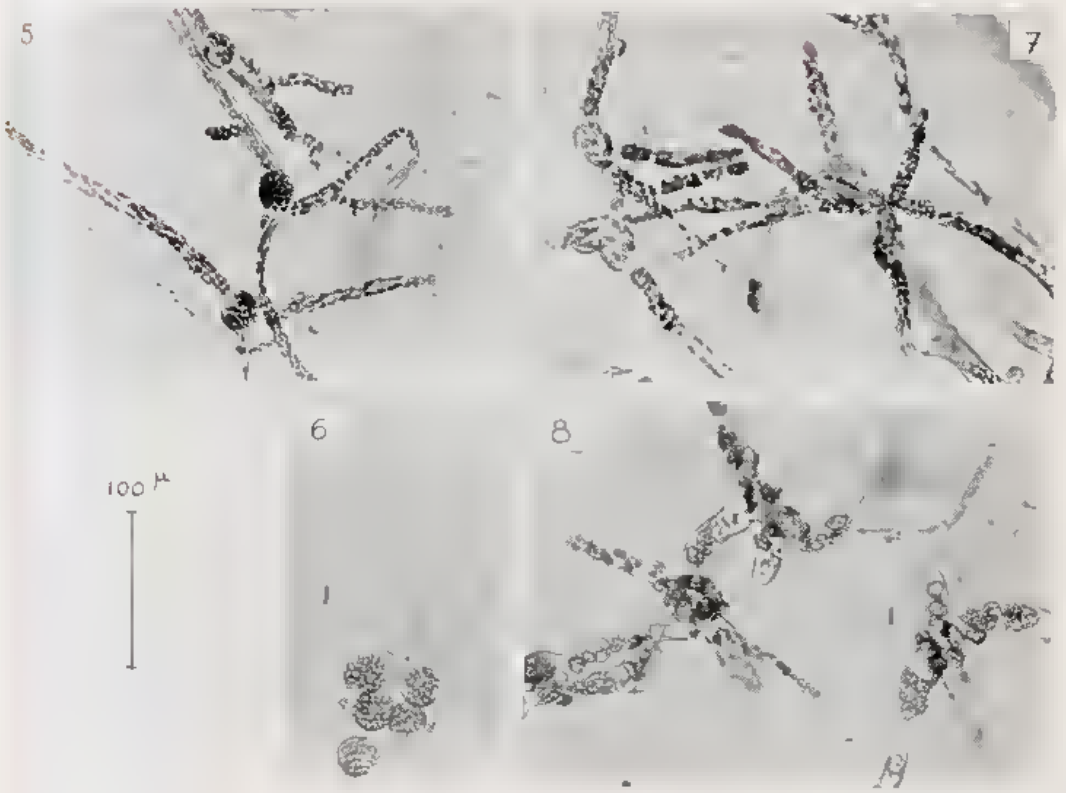
Valeurs de D pour 6 capsules ATH utilisées séparément, chacune servant à ensemencer 5 boîtes :

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 19 | 21.30 | 20 | 21.30 | 20 | 20 | 20.20 |
| $10^{-8}$ | 18.30 | 21.30 | 21 | 21.30 | 19.30 | 20 | 20.20 |
| $10^{-7}$ | 19.15 | 21.45 | 21 | 21.15 | 20 | 21 | 20.40 |
| $10^{-6}$ | 22 | 26 ? | 21.30 | 22.15 | 22.30 | 22 | 22.40 |
| $10^{-5}$ | . . . . . | | | aucune germination en 30 heures | | | |

Planche II. — Fig. 1 à 4. Formation d'amidon dans les plastes. Même échelle pour les 4 figures ; 1. Chloroplastes foliaires colorés à l'iode ; 2. Chloroplastes dans un filament de protonéma cultivé sur milieu A à la lumière. Coloration à l'iode ; 3. Germination de 3 jours sur milieu A glucosé à 10 g/l. On voit la base d'un filament issu de la spore. Les gros amyloplastes ont commencé à se fragmenter à la périphérie. Gouttelettes osmiophiles : *os*. Grosses vacuoles ; la forme circulaire de l'une se distingue en bas de la figure, au voisinage de la spore qui se trouve en dehors de la photographie ; 4. Spore mise à germer depuis 10 h à l'obscurité sur milieu glucosé à 5 g/l. Après écrasement et coloration à l'iode, on voit de nombreux grains d'amidon élémentaires libérés, dont certains, *am*, ont une forme en coquille. *ex* : exospore. Fig. 5 à 8. Germinations de 3 jours ; 5. A la lumière, sur milieu A ; 6. A l'obscurité, sur milieu A. Filaments étiolés. Petits plastes réfringents, se raréfiant vers l'extrémité du filament ; 7. A la lumière, sur milieu A glucosé à 2 g/l. Il n'y a pas d'accumulation d'amidon ; 8. A la lumière, sur milieu A glucosé à 2 g/l et additionné de $10^{-4}$ de 2,4-D. Filaments de calibre irrégulier. Accumulation d'amidon.

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

Sur les deux souches expérimentées, SF et ATH, les concentrations $10^{-8}$ et $10^{-7}$ apparaissent inefficaces ; $10^{-6}$ retarde légèrement la germination et $10^{-5}$ la retarde beaucoup.

On ne constate pas d'effet excitant sensible de l'AIA à $10^{-8}$ ou $10^{-7}$, l'effet retardateur de la concentration $10^{-8}$ est moindre qu'à la lumière milieu minéral.

### 2,4-DICHLOROPHÈNOXYACÉTATE DE SODIUM.

J'ai déjà signalé (KOFLER, 1951) qu'à la concentration $10^{-5}$, le 2,4-D incorporé au milieu de Marchal augmente la vitesse de germination spores de Funaire.

Le protonéma est très résistant au 2,4-D, beaucoup plus qu'à l'AIA il ne présente pas d'anomalies visibles de structure, même lorsqu'il cultivé en présence d'une forte concentration de ce corps. La croissance est seulement retardée.

Cependant BENSON-EVANS observe un gonflement anormal des rhizoïdes dans les germinations de *Mnium hornum* cultivées en présence de Knop glucosé contenant du 2,4-D aux concentrations $10^{-4}$ et $10^{-5}$. On sait l'influence du 2,4-D sur le catabolisme des hydrates de carbone ; il est possible qu'il y ait, dans la spore et les filaments germinatifs, une interaction entre glucose ou amidon et 2,4-D.

J'ai donc repris les expériences de germination en présence de 2,4-D, avec le milieu A, soit avec ce dernier glucosé à raison de 2 g/l.

Un mélange de 7 capsules SF a été utilisé pour ensemencer 6 sortes de milieux à raison de deux boîtes de cultures par milieu.

TABLEAU 16. — Influence du 2,4-D sur la germination en milieu minéral ou glucosé.

Les chiffres représentent la valeur de D ou bien les pourcentages de spores germées.

| | Lumière | | | Obscurité | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 2,4-D : | 0 | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | 0 | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ |
| A | 20 h 30 | 17 h | 20 h | 10 % | 22 % | 2 % en 35 h |
| A gl. 2 g/l | 19 h 45 | 17 h | 18 h | 23 h | 20 h 30 | 21 h |

On voit (tableau 16) qu'à la lumière le 2,4-D diminue bien la durée de germination en milieu minéral lorsqu'il est employé à la concentration $10^{-5}$. Il n'amène pas d'effet retardateur à la concentration $10^{-4}$. Les germinations présentent des filaments normaux et la spore n'est pas hypertrophiée. Pendant les deux ou trois premiers jours, la croissance ne paraît même pas sensiblement inhibée.

L'action excitante se fait sentir aussi en présence de sucre mais alors, avec $10^{-4}$ surtout (pl. II, fig. 8), les filaments sont hypertrophiés à leur base et il y a accumulation d'amidon. Les germinations ressemblent ainsi à ce qu'elles sont à l'obscurité en présence de glucose. Ce résultat concilie donc les observations de BENSON-EVANS et les miennes obtenues précédemment.



Source MNHN, Paris

En résumé, le 2,4-D est beaucoup moins toxique que l'AIA et il ne provoque pas d'anomalies cellulaires (hypertrophies) sauf en présence de glucose.

Si l'optimum de concentration est le même pour l'action de l'AIA sur la germination et la croissance, il y a discordance pour l'action du 2,4-D, qui accélère la germination à des concentrations ralentissant la croissance.

## CHAPITRE VII

## ACTION DE CERTAINS SUCRES. AMYLOGENÈSE AU COURS DE LA GERMINATION EN MILIEU GLUCOSÉ

Deux phénomènes sont à considérer : l'action des sucres sur la durée de germination, et l'accumulation d'amidon dans les plastes. On étudiera d'abord le premier, en mentionnant schématiquement l'effet des différents milieux sucrés sur les plastes. Puis on examinera plus en détail le comportement de ceux-ci et leur devenir au cours de la germination.

### I. Action sur la germination.

#### 1. Influence du glucose employé à différentes concentrations.

On sait le rôle important du glucose sur la germination des Mousses à l'obscurité. Mais depuis la publication de Forest Heald (1898), nos connaissances quantitatives sur ce sujet n'ont guère progressé. Il est nécessaire d'évaluer l'etendue des concentrations efficaces et de trouver une concentration optimale pour la vitesse de germination.

La plupart des auteurs, dont le but etait d'ailleurs plus l'étude de la croissance que celle de la germination elle-même, ont employé des concentrations assez élevées (10, 20 et même 30 g/l), de l'ordre de celles qu'on choisit en général pour la culture des végetaux hetérotrophes. Servettaz, cependant, a reconnu que des doses moindres (5 g/l) etaient plus favorables pour la croissance.

1° A l'obscurité.

Au milieu A ont eté ajoutés 0, 2, 5, 10 ou 20 g/l de glucose. L'expérience a été faite 4 fois de suite. Cinq boites de Pétri au minimum devant être ensemencées à la fois et d'une manière équivalente, j'ai utilisé pour chaque serie les contenus mélangés de 2 capsules SF (tableau 17).

Il existe un optimum de concentration en glucose vers 5 g/l, ce qui correspond aux indications données par Servettaz (1913) pour la croissance du protonéma.

Source MNHN, Paris

TABLEAU 17. — Influence de diverses concentrations de glucose sur la durée de germination (évaluée en heures) à l'obscurité. Dm = moyenne de D pour l'ensemble des 4 expériences.

| C. glucose en g/l : | 0 | 2 | 5 | 10 | 20 |
|---|---|---|---|---|---|
| N° d'expérience | % germées en 24 h | D | D | D | D |
| 1 | 32 | 20.30 | 19.30 | 20 | 21 |
| 2 | 8 | 22 | 20 | 20.30 | 23 |
| 3 | 25 | 20.30 | 19 | 19 | 20 |
| 4 | 3 | 23 | 22 | 22 | 22.30 |
| Dm : | — | 21.30 | 20 | 20.30 | 21.30 |

Les plastes se chargent d'amidon en présence de toutes les doses de glucose expérimentées, mais entre les extrêmes de 2 g/l et 20 g/l, la différence est sensible et permet de constater que plus la concentration en glucose est élevée, plus les spores gonflent, plus les filaments germinatifs sont larges et plus les plastes sont gros.

Le résultat s'accentue encore pour une concentration de 30 ou 40 g/l ; mais on voit alors qu'une certaine proportion de spores ne gonfle plus du tout ou gonfle tardivement, tandis que le reste est vite hypertrophié. On peut estimer, étant donné l'irrégularité qui se manifeste alors, que ces concentrations plus fortes commencent à avoir des effets pathologiques.

Remarque : la germination à l'obscurité en présence de glucose a lieu également bien en l'absence de sels minéraux. Elle est complète (toutes les spores germent) mais un peu ralentie par rapport à ce qu'on obtient avec le milieu A glucosé.

Une légère augmentation de durée de germination se manifeste aussi lorsqu'on emploie le milieu B à la place de A. Mais, dans l'ensemble, aucun sel ne paraît nécessaire à la germination et l'amylogénèse se fait tout aussi bien en présence du seul glucose.

2° À LA LUMIÈRE.

Les mêmes essais ont été effectués à la lumière sous l'éclairement standard de 2 000 lux (tableau 18).

TABLEAU 18. — Influence du glucose à diverses concentrations sur la durée de germination à la lumière.
Les chiffres représentent les valeurs de D, en heures.

| C. glucose en g/l | 0 | 2 | 5 | 10 | 20 |
|---|---|---|---|---|---|
| N° d'expérience | | | | | |
| 1 | 18.30 | 17 | 17.30 | 17.30 | 18 |
| 2 | 19 | 18 | 17.30 | 18 | 18 |
| 3 | 18 | 16 | 16.30 | 17 | 17.30 |
| 4 | 20 | 18 | 19 | 19.30 | 19 |
| Dm : | 19 | 17 | 17.30 | 18 | 18 |

Source MNHN, Paris

L'incorporation de glucose au milieu A accélère la germination.

L'optimum de concentration (vers 2 g/l), assez mal marqué, est peut-être un peu plus faible qu'à l'obscurité.

L'amylogénèse est beaucoup moins intense. Pour les teneurs faibles en glucose, on ne voit pas de différence avec des germinations cultivées en milieu minéral (pl. II, fig. 7).

Remarque : En l'absence de sels minéraux, la germination se fait sur eau glucosée à 5 g/l, dans les mêmes délais qu'avec le milieu A glucosé. Mais l'accumulation d'amidon dans les plastes est sensible et les plastes sont plus gros qu'avec ce dernier milieu (fig. 14, 2).

3° Recherche d'une concentration minimale active a l'obscurité.

Étant donné que les plastes sont très chargés en amidon, avec les concentrations de glucose employées (même celle de 2 g/l), on peut supposer que des teneurs beaucoup plus faibles en glucose suffisent à provoquer une germination complète à l'obscurité.

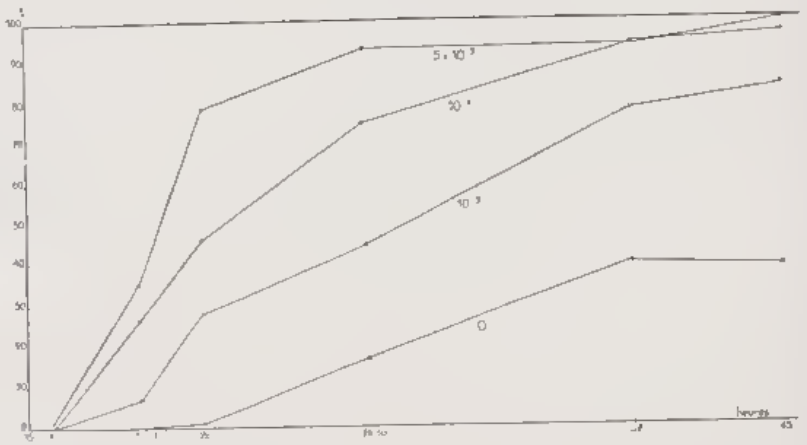



Fig. 11. — Influence de faibles concentrations de glucose sur la germination à l'obscurité. Courbes de germination des spores de la capsule b (voir tableau 19).

Une comparaison a été faite entre des milieux A additionnés de 0 – 0,01 – 0,1 et 5 g de glucose par litre de solution.

Cinq capsules de la souche TSJ (1), dont le contenu de spores est généralement abondant, ont été utilisées séparément, c'est-à-dire que chacune a servi à ensemencer une série de 4 boîtes.

Le tableau 19 et le graphique, fig 11, montrent que l'effet sur la germination est encore très sensible à la concentration $10^{-5}$ (0,01 g/l).

La fig. 14, 1 montre, de plus, que l'accumulation d'amidon décroît avec la teneur décroissante en glucose, mais qu'il existe cependant encore des différences d'aspect entre les spores ensemencées sur milieu A simple et sur milieu A glucosé à 0,01 g/l. Sur le 2e milieu, elles sont encore colorables d'une manière hétérogène par l'eau iodée. On remarque aussi que plus la teneur en glucose diminue, plus le nombre de plastes est grand, pour des germinations du même âge.

(1) Les différentes souches de Funaires se comportent de la même manière vis-à-vis du glucose.

Source MNHN, Paris

TABLEAU 19. — Influence de faibles concentrations de glucose sur la germination à l'obscurité. Cinq capsules TSJ utilisées (a-e). % de spores germées au bout de Δ heures et valeurs de D.

| glucose : | 5 g/l | | | | | 0,1 g/l | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Δ | a | b | c | d | e | a | b | c | d | e |
| 6 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 9.30 | 16 | 35 | 9 | 0 | 0 | 5 | 26 | 14 | 0 | 0 |
| 2 | 32 | 75 | 41 | 1 | 1 | 21 | 46 | 28 | 0 | 1 |
| 5.30 | 70 | 93 | 67 | 13 | 20 | 49 | 72 | 71 | 0 | 9 |
| 8 | 87 | 94 | 97 | 66 | 89 | 94 | 95 | 94 | 54 | 83 |
| 24 | 99 | 100 | 98 | 78 | 96 | 96 | 96 | 100 | 80 | 97 |
| D (heures) | 24 | 20.30 | 23.30 | 34.30 | 32 | 26.30 | 22.30 | 24.30 | 38 | 33 |
| Dm : | 27 | | | | | 29 | | | | |

| glucose : | 0,01 g/l | | | | | 0 | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | a | b | c | d | e | a | b | c | d | e |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 30 | 2 | 7 | 5 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | 2 | 28 | 16 | 0 | 4 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 |
| 30 | 14 | 45 | 40 | 0 | 13 | 5 | 17 | 20 | 1 | 6 |
| 38 | 52 | 75 | 70 | 23 | 63 | 13 | 40 | 34 | 19 | 32 |
| 45 | 75 | 79 | 80 | 64 | 86 | 13 | 39 | 25 | 34 | 45 |
| D (heures) | 38.30 | 27 | 30 | 43 | 36 | - | - | - | - | - |
| Dm : | 35 | | | | | — | | | | |

Pensant qu'une concentration plus faible aurait peut-être encore un effet sensible, j'ai refait une expérience analogue, avec la même souche, en comparant des milieux A glucosés à raison de 0 – 0,001 g/l ($10^{-6}$) et 0,01 g/l ($10^{-5}$). Le tableau 20 donne les pourcentages moyens de spores germées au bout de temps divers (moyenne des % pour 5 capsules à contenus ensemencés séparément).

TABLEAU 20. — Pourcentage moyen de spores germées au bout de Δ heures à l'obscurité sur milieu A renfermant ou non du glucose à faible concentration (moyennes pour 5 capsules).

| C. g/l : | 0 | 0,001 | 0,01 |
|---|---|---|---|
| Δ | | % | |
| 22 h | 7 | 9 | 25 |
| 25 | 11 | 14 | 27 |
| 30 | 31 | 29 | 48 |
| 41 | 36 | 41 | 63 |

Source MNHN, Paris

On voit qu'à la concentration $10^{-6}$ l'influence du glucose sur la durée de germination n'est plus sensible, et les spores germées ne présentent pas de différences d'aspect avec celles qui sont cultivées sur milieu minéral à l'obscurité.

### 4° Comparaison des valeurs de D obtenues a la lumière et a l'obscurité.

On peut admettre que les conditions optimales de germination à l'obscurité (milieu contenant 5 g/l de glucose) sont des conditions physiologiques, dans lesquelles la variabilité des divers processus de germination est assez réduite. Les quelques mesures individuelles de D mentionnées déjà (tableau 19) semblent indiquer cependant que, pour la souche TSJ, les fluctuations entre lots capsulaires sont plus étendues que dans les conditions standard. D'autre part, on a vu que les spores, mises à germer sur eau gélosée à l'obscurité, c'est-à-dire en conditions très défavorables, ont un comportement très variable suivant les capsules : certaines donnent une faible proportion définitive de germinations, d'autres atteignent près de 50 %.

Une expérience a été faite dans le but de savoir si le même échelonnement de D, obtenu dans les conditions standard suivant les capsules, se retrouve dans les conditions précédemment citées. En d'autres termes, une capsule à spores lentes en conditions standard est-elle toujours relativement lente quel que soit le milieu de culture et l'environnement ?

Huit capsules de la souche SF ont été mises à germer séparément sur A à la lumière (standard), sur A à l'obscurité et sur A additionné de 5 g/l de glucose à l'obscurité.

Tableau 21. — Comparaison des valeurs de D ou du % de germinations dans différentes conditions. Données individuelles pour 8 capsules SF (a-h).

| | | a | b | c | d | e | f | g | h | Dm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A, lumière | D : | 24 | 18 | 20 | 18 | 21 | 19.30 | 18.30 | 19 | 20 |
| A, glucosé, obscurité | D : | 24 | 19 | 20.30 | 23 | 21.30 | 27 | 22 | 21.30 | 22.20 |
| A, obscurité | % : | 17 | 0 | 42 | 17 | 9 | 7 | 14 | 36 | |

On voit d'après le tableau 21 :

1° que la germination est en moyenne un peu moins rapide sur milieu glucosé optimum à l'obscurité que dans les conditions standard ;

2° qu'il n'y a pas de correspondance entre plus ou moins grande rapidité de germination à la lumière et à l'obscurité : par exemple, le lot capsulaire f rapide en conditions standard, est très lent sur milieu glucosé à l'obscurité. L'échelonnement des pourcentages de germinations à l'obscurité sur milieu minéral ne correspond pas non plus à celui de D dans d'autres conditions.

On ne peut donc parler de lots capsulaires intrinsèquement lents ou rapides. Cela dépend des conditions de culture.

### 2. — Influence d'autres sucres comparée à celle du glucose.

D'après Robbins (1918) le protonéma de *Ceratodon purpureus* accumule de l'amidon à l'obscurité en présence de divers sucres (glucose, lévulose, saccharose, maltose, lactose) et sa croissance est meilleure sur lévulose que sur glucose.

J'ai voulu vérifier si, dans mes conditions de culture, certains de ces sucres pouvaient jouer le même rôle que le glucose dans la germination

Source MNHN, Paris

s spores de *Funaria*. J'ai expérimenté le lévulose, le saccharose et le altose. Le milieu A glucosé a servi de témoin.

LÉVULOSE.

Les comparaisons ont été faites simultanément entre 4 milieux : A, litionné respectivement de 5 g/l et 0,01 g/l de lévulose et A, additionné ces mêmes concentrations de glucose. Cinq capsules TSJ ont été uti- es à raison d'une capsule pour une série de 4 milieux différents. es résultats complets des numérations sont consignés dans le leau 22, et le graphique fig. 12 représente les courbes de germination nnes de l'ensemble des 5 capsules.

LEAU 22. — Influences comparées du glucose et du lévulose sur la germi- tion à l'obscurité. Données pour 5 capsules TSJ (a,b,c,d,e) utilisées sépa- ment, et moyennes correspondantes. Les chiffres représentent le % de ores germées au bout du temps Δ.

| ucre : | Glucose $5.10^{-3}$ | | | | | Lévulose $5.10^{-3}$ | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Δ | a | b | c | d | e | a | b | c | d | e |
| 17.30 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 20 | 8 | 6 | 4 | 10 | 1 | 1 | 4 | 3 | 0 | 0 |
| 23 | 42 | 8 | 34 | 36 | 8 | 13 | 8 | 2 | 9 | 6 |
| 28.30 | 73 | 25 | 60 | 69 | 32 | 9 | 21 | 21 | 15 | 19 |
| 36 | 89 | 70 | 91 | 83 | 80 | 13 | 22 | 17 | 30 | 18 |
| 42.30 | 97 | 90 | 99 | 98 | 95 | 21 | 19 | 35 | 40 | 33 |

| . sucre : | Glucose $10^{-5}$ | | | | | Lévulose $10^{-5}$ | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Δ | a | b | c | d | e | a | b | c | d | e |
| 17.30 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 20 | 2 | 5 | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 |
| 23 | 6 | 13 | 9 | 7 | 3 | 3 | 4 | 10 | 1 | 0 |
| 28.30 | 26 | 27 | 24 | 9 | 9 | 18 | 14 | 15 | 20 | 18 |
| 36 | 49 | 53 | 67 | 46 | 31 | 40 | 31 | 42 | 32 | 38 |
| 42 | 66 | 68 | 72 | 58 | 79 | 55 | 31 | 48 | 65 | 54 |

Pourcentages moyens

| Δ | Gl. $5.10^{-3}$ | Lév. $5.10^{-3}$ | Gl. $10^{-5}$ | Lév. $10^{-5}$ |
|---|---|---|---|---|
| 17.30 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 20 | 5,5 | 2 | 2 | 0,5 |
| 23 | 25,5 | 7,5 | 7,5 | 3,5 |
| 28.30 | 51,5 | 17 | 19 | 17,5 |
| 36 | 82,5 | 20 | 49 | 36,5 |
| 42,30 | 96 | 29,5 | 68,5 | 50,5 |

Le lévulose à la concentration de 5 g/l n'autorise qu'une germination incomplète, et elle est plus lente qu'avec une concentration de 1 cg/l. Mais sur ce dernier milieu, le filament germinatif, très étiolé, a l'aspect d'un rhizoïde mince et sinueux qui s'enfonce tout de suite dans la gélose.

Avec la plus forte concentration de lévulose, le premier filament est plus épais et d'abord rampant, mais les plastes sont quand même petits (fig. 11, 2). Ils deviennent brun roux par action de l'iode, avec des plages plus foncées, sans qu'il y ait formation certaine d'amidon, au moins durant les trois premiers jours.

Source MNHN, Paris

D'autres souches expérimentées ont montré le même comportement des plastes, et, par contre, des divergences quant à la dose de lévulose la plus favorable à la germination. ATH réagit comme TSJ, tandis qu'ANZ germe nettement mieux avec 5 g/l qu'avec 1 cg/l. Il se manifeste donc des *différences raciales.*

Au début de sa germination, la Funaire, contrairement à *Ceratodon*, ne paraît pas pouvoir isomériser d'une manière appréciable le lévulose à l'obscurité pour faire ensuite la synthèse de l'amidon. Ou alors, l'amylogenèse est un phénomène plus discret et plus lent, non comparable à l'importante et rapide accumulation qui a lieu en présence de glucose. Il semble toutefois que les plastes effectuent certaines polymérisations précoces en présence de lévulose, étant donné les teintes rougeâtres ou les taches plus sombres que l'iode fait apparaître.

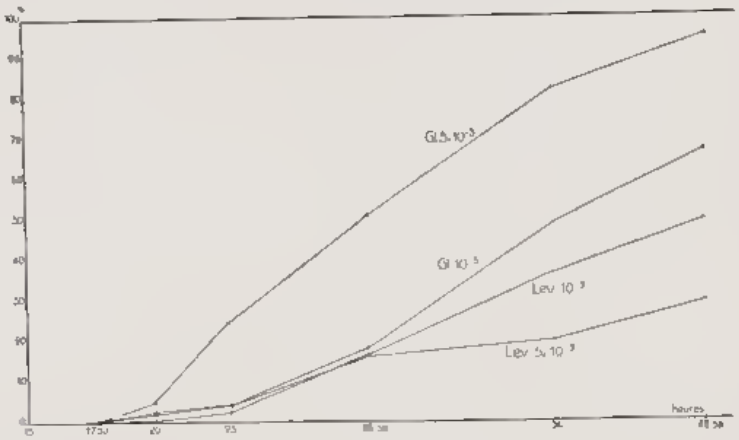



Fig. 12. — Influence comparée du glucose et du lévulose sur la vitesse de germination à l'obscurité. Courbes de germination pour une moyenne de 5 capsules (données du tableau 22).

2° Saccharose et maltose.

Une seule comparaison a été faite, par la même méthode que dans l'expérience précédente, avec des teneurs à peu près équimoléculaires de glucose, de saccharose et de maltose : 5 g/l pour le glucose, 9 g/l pour les deux autres sucres.

Le tableau 23 et le graphique 13 montrent que maltose et saccharose se comportent très différemment : l'addition de maltose au milieu A favorise certainement la germination à l'obscurité. Mais cette action est faible par rapport à celle du glucose et du saccharose. De plus, avec le maltose, le filament germinatif est mince et les plastes restent petits (fig. 14, 2).

L'effet du saccharose, au contraire, paraît très voisin de celui du glucose. Les germinations ont exactement le même aspect, avec formation abondante d'amidon.

Mais, en réalité, il ne s'agit pas là d'un effet du saccharose. Burström (voir Algeus, 1916) a montré que, dans un milieu contenant un monophosphate et du saccharose, la moitié de celui-ci est hydrolysée au cours de l'autoclavage. Le maltose résiste beaucoup mieux.

Source MNHN, Paris

TABLEAU 23. — Influence du maltose et du saccharose autoclavés, à la concentration de 9 g/l comparée à celle du glucose à 5 g/l. Cinq capsules TSJ utilisées parément (a-e). Les chiffres représentent le pourcentage de spores germées au bout d'un temps Δ.

| Δ | Glucose a | b | c | d | e | Saccharose a | b | c | d | e |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 20 h | 4,5 | 3 | 52,5 | 19,5 | 3,5 | 7,5 | 9 | 29,5 | 16,5 | 0 |
| 23 h | 3 | 9 | 69 | 26 | 7 | 14 | 7 | 39 | 25 | 9 |
| 36 h | 76 | 66 | 90 | 71 | 73 | 66 | 58 | 90 | 65 | 78 |
| 47 h | 88 | 85 | 97 | 94 | 96 | 91 | 91 | 91 | 87 | 96 |

| Δ | Maltose a | b | c | d | e | Pourcentages moyens Gluc. | Sacch. | Malt. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 20 h | 0 | 2 | 5 | 7 | 0,5 | 16,5 | 12,5 | 3 |
| 23 h | 0 | 9 | 18 | 13 | 2 | 23 | 19 | 8,5 |
| 36 h | 26 | 48 | 42,5 | 42,5 | 27 | 75 | 71,5 | 37 |
| 47 h | 53 | 56 | 51 | 66 | 30 | 92 | 91 | 55 |

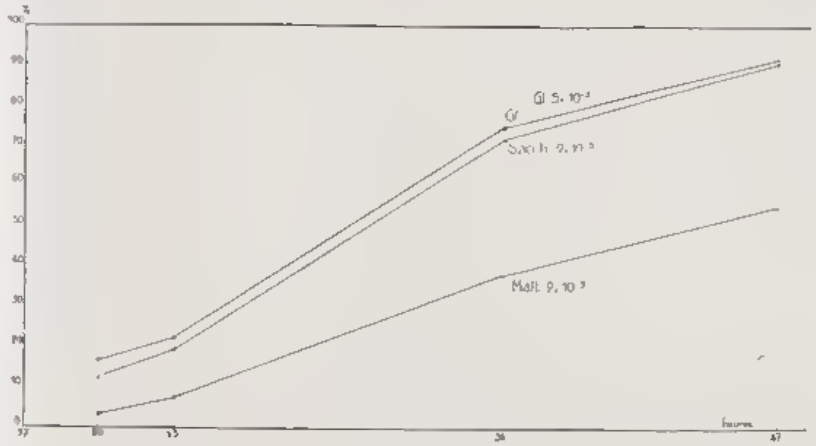



FIG. 15. — Influence comparée du glucose, du maltose et du saccharose sur la germination à l'obscurité. Courbes de germination moyennes pour 5 capsules (données du tableau 23).

J'ai alors effectué des cultures en ajoutant le saccharose, non autoclavé, au reste du milieu gélosé encore chaud et liquide. Dans ces conditions, les tubes germinatifs ont présenté un aspect étiolé et il n'y a eu aucune formation d'amidon en 2 jours.

***

Il en résulte que *seul le glucose peut être utilisé par la spore pour l'amylogenèse rapide*, et c'est aussi le seul sucre qui permette, à l'obscurité, une germination complète dans un délai comparable à celui que l'on observe à la lumière.

Source MNHN, Paris

## II. Comportement des plastes en présence de glucose.

Il paraît curieux que El. et Em. Marchal (1906), et Rancken (1911), qui ont fait des études extensives sur l'amidon des Bryophytes, n'aient pas prêté grande attention à l'amylogenèse chez les spores mises en présence de glucose. Les cytologistes (Motte, 1928 ; Evmé, 1954) qui ont étudié les plastes des Mousses, et même Bauer (1942) qui les a considérés d'un point de vue physiologique, n'ont pas fait non plus d'observations et d'expériences sur ce point particulier.

L'amidon des Bryophytes se rencontre dans les chloroplastes à l'état de petites inclusions généralement amygdaloïdes. Elles sont plus ou moins nombreuses et ne déforment pas le plaste (pl. II, fig. 1 et 2).

En outre, certains tissus possèdent des leucoplastes accumulant de l'amidon d'une manière plus importante. Là aussi, il se forme plusieurs grains dans un même plaste, mais leur augmentation de taille les fait se presser et se déformer mutuellement, en donnant ainsi des grains composés. Ces gros grains d'amidon polyadelphe se rencontrent, par exemple, dans la tige de *Climacium* et dans la soie de *Mnium* et *Polytrichum* (Lorch, 1931). Chez *Funaria*, ils existent dans l'assise nourricière adjacente au tissu sporogène. Chez les Hépatiques à thalle, on en trouve dans les couches cellulaires profondes, voisinant avec les cellules superficielles plus chlorophylliennes et pauvres en amidon (Rancken).

Suivant les conditions qui lui sont offertes pour sa germination, la spore de *Funaria* présente des plastes de l'un ou l'autre type.

En milieu minéral et à la lumière, les plastes verdissent rapidement et forment vite de petites inclusions d'amidon, comme les chloroplastes des feuilles du gamétophore (pl. II, fig. 2).

En milieu glucosé à l'obscurité, les plastes deviennent vert pâle (couleur sensible seulement si l'on regarde à l'œil nu des germinations très serrées), et se chargent de gros grains d'amidon qui les font apparaître comme des masses granuleuses (fig. 14, et pl. II, fig. 3).

Mais il y a une différence entre filaments germinatifs et tissu de réserve : c'est que le jeune protonéma, par sa cellule apicale, est en voie de croissance active et que les plastes s'y multiplient. Il est donc intéressant de considérer les perturbations apportées au comportement des plastes par une surcharge amylacée.

Certaines questions se posent encore auxquelles j'essaierai de donner au moins une réponse partielle. Quand et comment se forme l'amidon lors de la germination à l'obscurité ? Les plastes des spores sont-ils seuls à pouvoir évoluer rapidement vers une forme ou l'autre suivant les conditions de culture ? Cette différenciation est-elle réversible ?

Ce qu'on sait jusqu'ici, c'est que l'amidon apparaît très tôt et que, d'autre part, il peut être ensuite entièrement consommé. Mais aucune description des phénomènes n'a été donnée. J'en parlerai donc à présent, bien qu'il s'agisse de stades ultérieurs à la germination proprement dite.

Source MNHN, Paris

### 1. — Formation et caractères de l'amidon.

est seulement lorsque l'exospore s'est déchirée qu'on peut déceler la présence d'amidon dans les plastes, par coloration à l'iode. Mais cela

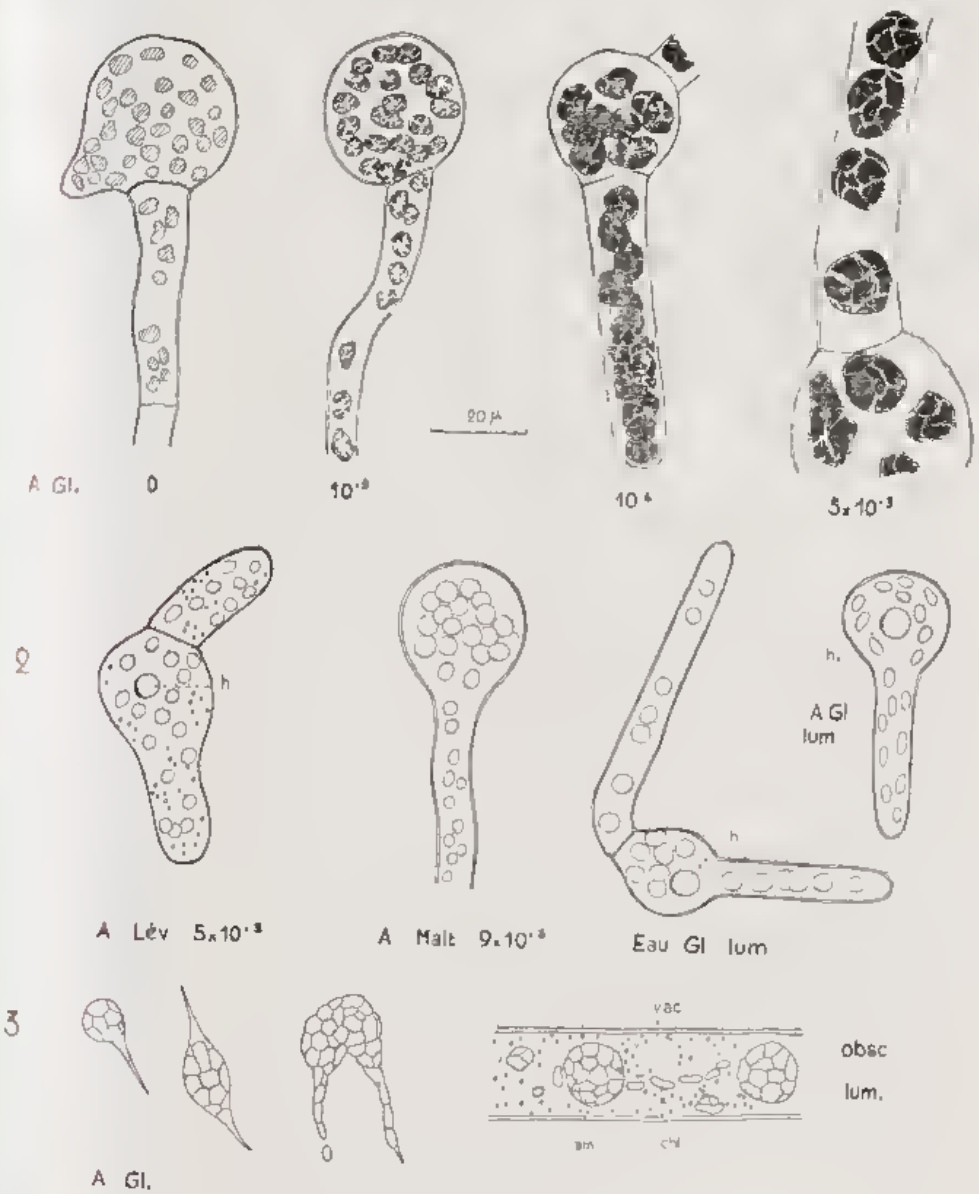



FIG. 14. — 1. Accumulation d'amidon au cours de la germination à l'obscurité sur milieu glucosé. Protonémas de 3 jours. Coloration à l'iode. Les chiffres indiquent la concentration en glucose. L'amylogenèse est manifeste dès la concentration de 10-5. Elle augmente avec la concentration. Corrélativement, les plastes se multiplient moins. 2. A gauche et au centre : germinations âgées de 42 h, obtenues sur milieux A additionnés respectivement de lévulose et de maltose aux concentrations indiquées. Les plastes sont petits. A droite : spores germées à la lumière sur A et sur eau glucosés à 5 g/l. Les plastes sont plus gros dans le deuxième cas. *h* : goutte d'huile. 3. Germinations transférées à la lumière après séjour à l'obscurité sur milieu glucosé. A gauche : plastes à prolongements minces dont certains sont dépourvus d'amidon. A droite : portion de cellule protonémique avec gros amyloplastes : *am*, et petits chloroplastes : *chl*, dépourvus d'amidon. Les gouttelettes osmiophiles ont été représentées. *Vac.* : vacuole.

Source MNHN, Paris

ne veut pas forcément dire que l'amylogenèse commence avec la rupture de l'exospore. Car il est probable que le réactif iodo-ioduré (ou même le chloral iodé) pénètre mal à travers cette membrane. En effet, lorsqu'on écrase, en présence d'iode, une spore mise à germer sur solution glucosée et encore non gonflée, les plastes peuvent prendre une teinte brunâtre plus soutenue que lorsque la spore est intacte. Cependant, je n'ai pas observé d'amidon incontestable à ce stade.

Dans tous les cas, dès la rupture de l'exospore, les plastes grossissent et leur colorabilité par l'iode augmente. Souvent, ils apparaissent tout à fait homogènes et il est difficile de dire si la teinte brune qu'ils prennent alors est due à la coloration de leur substrat protéique ou si elle est déjà due à un enrichissement en glucides peu condensés. En effet, même sur milieu minéral à l'obscurité, les plastes se colorent en brun plus ou moins clair sous l'action de l'iode. Cette couleur est à peu près la même qu'on obtient avec les pyrénoïdes des Spirogyres, tandis que les gros leucoplastes des feuilles de *Tradescantia* restent plus pâles.

Mais bientôt, parfois dès la 17e heure, les teintes brun soutenu ou brun-roux des plastes sont à attribuer certainement à la présence de dextrines, et des taches plus foncées indiquent l'emplacement des centres de condensation. L'insuffisance de la technique de coloration à l'iode sur la cellule *in toto* ne permet pas de localiser ces centres dès le début.

Jamais, en tout cas, on n'observe de petites inclusions bien limitées d'amidon, se colorant intensément par l'iode comme celles des chloroplastes. Il semble plutôt qu'on ait affaire à des masses tout de suite assez volumineuses et qui deviennent de plus en plus colorables.

En présence de très faibles quantités de glucose ($10^{-5}$) il n'est pas certain que la condensation aille jusqu'à la production d'amidon véritable.

Avec des teneurs plus fortes, il peut déjà exister de gros grains d'amidon dans la spore gonflée et non encore germée. La fig. 4 de la planche II montre des grains élémentaires colorés par l'iode et libérés des plastes par écrasement de la spore (19 heures après l'ensemencement). On trouve à la fois des grains très petits, d'autres qui sont polygonaux et d'autres, les plus gros, convexes d'un côté et concaves de l'autre. Ils sont donc déformés déjà par pression mutuelle.

Généralement, cet amidon se colore en brun-noir et non en bleu par la solution iodo-iodurée. Cependant, on obtient parfois des teintes bleues ou violettes avec des grains isolés par écrasement des cellules.

### 2. — Évolution des amyloplastes.

Avec des teneurs croissantes du milieu en glucose, on a vu que les amyloplastes atteignent des dimensions de plus en plus grandes, chacun étant bourré de nombreux grains d'amidon qui lui donnent un aspect polyédrique, puis irrégulier. On peut observer ainsi des « agglomérats » de plus de 15 $\mu$ de large, correspondant à un seul plaste (fig. 11, 3).

Plus les plastes sont chargés d'amidon, moins ils se multiplient. Dans la figure 14, 1, on voit que leur nombre diminue avec l'augmentation de concentration en glucose.

Leur division se fait par fragmentation en deux, lorsqu'ils ne sont

Source MNHN, Paris

très gros, ou plus souvent par détachement de petites portions entraînant un ou deux grains simples.

Les gros amyloplastes sont difficilement déplacés par les mouvements du cytoplasme. Aussi restent-ils dans la spore et les parties basales des filaments germinatifs, et ce sont surtout les plastes de petite taille qu'on rencontre vers l'apex.

Très vite, ces petits plastes s'avèrent incapables de continuer à former de l'amidon, au moins en grande quantité.

Au bout de 1 ou 5 jours, la spore et les cellules basales sont toujours engorgées d'amidon, mais les filaments s'amincissent un peu à leur extrémité et commencent à prendre un aspect étiolé.

Le cytoplasme de la spore et des cellules protonémiques est toujours très riche en sphérules osmiophiles agitées d'un faible mouvement brownien. Dans les conditions normales de germination à la lumière, ces granulations se rencontrent aussi mais en moins grande quantité. Leur production au cours de la sporogenèse a été observée par Eymé et pourrait être due à un phénomène de lipophanérose (démasquage des lipides des complexes lipoprotéiques). Ici, grâce à leur abondance, on distingue facilement le contour arrondi des vacuoles qu'elles jalonnent (fig. 14, 3).

Avec de faibles teneurs en glucose, les filaments continuent à s'allonger, tout en présentant de petits plastes assez réfringents, homogènes, colorés en brun-jaune clair par l'iode.

Avec de fortes concentrations de glucose (10-30 g/l), l'inertie des plastes est souvent suffisante pour qu'ils restent bloqués en totalité à la base d'une cellule.

Il peut alors s'isoler, par division, une cellule apicale apparemment dépourvue de tout matériel plastidial. Une telle cellule ne se divise plus par la suite : en effet, jamais on ne voit 2 cellules consécutives dépourvues de plastes à l'extrémité d'un filament. J'ai tenté de remettre les germinations à la lumière, espérant qu'un fonctionnement normal de la cellule attenante pourrait fournir à sa voisine sans plastes les éléments nécessaires à la croissance. Mais je n'ai obtenu aucune évolution de ces cellules dépourvues de plastes : elles ne se divisent pas et ne semblent pas s'allonger. Ce sont celles qui sont situées en arrière qui verdissent, se ramifient et assurent la croissance du filament.

D'après Bauer (1912) l'apoplastidie expérimentale des cellules n'avait jamais été obtenue, que ce soit par culture à l'obscurité ou par action d'un poison : il se produit des anomalies de croissance, mais on n'a pas pu avoir de cellules sans plastes, en inhibant la multiplication de ces organites au cours de la division cellulaire.

Bauer note que les *tmema* (cellules séparatrices des hypnospores) sont spontanément dépourvus de plastes, ainsi que les plus fines cellules des rhizoïdes, mais ces cellules ne se divisent pas, même si on isole les filaments. La présence de plastes semble donc jusqu'ici indispensable aux processus de division cellulaire.

L'amidon des gros amyloplastes paraît très difficilement hydrolysé et consommé à l'obscurité, car on peut encore constater sa présence au bout d'une dizaine de jours. Souvent, d'ailleurs, les cellules basales s'altèrent et les plastes se résolvent en une multitude de petits grains.

Source MNHN, Paris

J'ai observé, sous le microscope, une pulvérisation rapide et spontanée de gros amas, qui semblait alors coïncider avec la mort de la cellule.

On a vu précédemment qu'à la lumière les plastes ne s'engorgent pas d'amidon, au moins lorsqu'il s'agit du milieu A glucosé. Si accumulation il y a, elle est transitoire et ne concerne que le tout début de la croissance. Sur eau glucosée au contraire, on observe une production d'amidon assez forte.

D'une manière plus générale, l'amidon s'accumule lorsque la croissance est faible ; ainsi, j'ai encore obtenu d'assez gros amyloplastes à la lumière en faisant germer les spores sur des milieux glucosés mal équilibrés quant aux sels minéraux (milieu A dépourvu d'oligo-éléments, par exemple) et qui freinent la croissance.

Il est intéressant de savoir ce que deviennent les gros amyloplastes formés à l'obscurité, sur milieu A glucosé, lorsqu'on transfère les cultures à la lumière, c'est-à-dire dans des conditions permettant une croissance tout à fait normale. C'est ce que j'ai fait avec des germinations de 3 ou 4 jours.

Les plastes, jusque-là peu colorés, s'enrichissent rapidement en chlorophylle. Dans un cas de cultures faites à l'obscurité à 30°, le verdissement a été déjà très sensible au bout de 1 heures de séjour à la lumière diffuse.

Dans les conditions d'éclairement et de température standard, l'amidon disparaît et les cultures deviennent en quelques jours tout à fait semblables à celles qui sont été dès le début effectuées à la lumière.

Les gros amas plastidiaux verdissent tout comme les petits plastes et leur proportion de matière vivante augmente par rapport à la quantité d'amidon qu'ils renferment. Fréquemment, ils forment alors des queues effilées, vertes, qui dénotent une forte viscosité (fig. 11, 3). Ces queues se scindent, détachant ainsi de petits chloroplastes qui d'emblée sont dépourvus d'amidon et qui se divisent à leur tour.

On trouve ainsi dans la même cellule deux sortes de plastes (fig. 11,3), ce qui est inhabituel dans une cellule autre que l'apicale. Toutefois, d'après leur origine, on comprend qu'il ne s'agit pas là de plastes à propriétés différentes, mais simplement d'une évolution des mêmes plastes, due à un nouvel équilibre physiologique qui se réalise progressivement.

L'amidon est pendant ce temps peu à peu digéré. Les gros amas se divisent aussi en se scindant, et le stockage d'amidon ne se fera plus désormais que sous la forme des petites inclusions habituelles des chloroplastes.

### 3. Action de la température.

A des températures assez basses (10-12°), la germination sur milieu glucosé à l'obscurité est lente mais l'accumulation d'amidon a toujours lieu. Elle se fait de la même manière jusque vers 32-33°.

Au-dessus de cette température (à 34-35°), la germination est retardée, incomplète, et change de caractère : la spore, gonflée, émet un tube conique s'allongeant peu. Il ne se fait alors pas d'amidon dans les plastes qui restent petits.

Transférées au bout de quelques jours à la lumière et à 25°, les germinations reprennent de suite une allure et une croissance normales, montrant que la vitalité n'a pas été diminuée.

Source MNHN, Paris

transférées à 25° à l'obscurité, elles forment d'abord un tube germinatif mince, contenant des petits plastes. Cependant, au bout de 2 jours ou plus, et d'autant plus lentement que la température initiale était plus élevée et plus longuement subie, l'accumulation d'amidon se produit et les plastes grossissent.

Il est clair que le système enzymatique responsable de l'amylogenèse est bloqué au-dessus d'une certaine température. Mais il semble qu'il faut admettre aussi une certaine dégradation de ce système, étant donné le retard observé après la mise en conditions favorables. Cette dégradation serait réparable, même à l'obscurité, au moins dans une certaine mesure.

### — Acquisition et perte des possibilités de surcharge amylacée.

N'importe quel plaste de Mousse n'est pas capable d'accumuler l'amidon comme le font les plastes de la spore de Funaire. El. et Em. MARCHAL, pour étudier la capacité amylogène de diverses espèces de Bryophytes, ont mis divers organes (feuilles, tiges, protonemas...) en contact avec une solution sucrée. Au bout d'un temps assez long (de l'ordre d'une dizaine de jours), l'amidon peut être décelé sous forme de plaquettes ou granulations dans les plastes. Mais les auteurs précédents ne parlent pas de surcharge amylacée aboutissant à la déformation et à l'augmentation du volume des plastes.

Dans mes conditions d'expérience : à 25° et sur solution A glucosée à 5 g/l, des feuilles de Funaire, jeunes ou adultes, laissées plusieurs jours à l'obscurité, ne présentent non plus aucune accumulation d'amidon anormale dans leurs plastes. Je n'ai pas fait d'expériences avec le tissu nourricier de la columelle, qu'il eût fallu d'abord vider de son amidon avant de le mettre en présence de sucre.

En tout cas, il est certain que les plastes de la spore se comportent autrement que les chloroplastes des divers tissus. Ils doivent donc acquérir leurs propriétés à un moment donné et les perdre ensuite au cours de leur évolution dans le protonéma. J'ai alors cherché à déterminer ces limites.

Des spores à divers stades de maturation ont été placées à l'obscurité et à la lumière sur milieu A glucosé à 5 g/l.

On sait que des spores provenant de capsules encore vertes peuvent germer à la lumière sur milieu minéral. Mais ces spores, très immatures, n'ont pas germé à l'obscurité en présence de glucose, tout au moins dans le laps de temps des observations (5 jours).

A un stade un peu plus avancé, une certaine proportion de spores gonfle et germe lentement dans ces dernières conditions. Elles accumulent alors l'amidon tout comme les spores mûres ; tandis que chez celles qui ne germent pas, les plastes restent petits. Germination et amylogenèse semblent ainsi aller de pair et les plastes ne commencent à grossir et à se colorer intensément par l'iode que lors du gonflement des spores, précurseur de la germination.

D'autre part, des germinations de deux jours, effectuées sur milieu glucosé ou minéral, ont été transférées à l'obscurité sur milieu glucosé.

Source MNHN, Paris

Trois jours plus tard, on voit dans les parties les plus anciennes des filaments, des plastes chloroplylliens qui n'ont pas grossi. D'autres, situés plus vers l'extrémité (peut-être dans les cellules nouvellement formées depuis le transfert) sont assez gros, anguleux et colorables en brun foncé par l'iode. Les plastes apicaux sont petits, sans charge amylacée. Donc une partie seulement des plastes se comporte comme ceux de la spore.

Enfin, des protonémas de 6 jours ont été portés à l'obscurité sur milieu glucosé (arrosage avec la solution glucosée et transfert du protonema, avec mince couche de gelose attenante, sur le nouveau milieu).

On n'observe pas d'accumulation notable d'amidon dans les plastes au moins durant 5 jours.

La propriété amylogène particulière des plastes de la spore paraît donc s'acquérir en même temps que la faculté germinative et se perdre progressivement, mais assez tôt, au cours de la croissance du protonema.

### 5. — **Observations sur quelques autres espèces de Mousses.**

Il est possible que ce soit la présence de chlorophylle qui empêche partiellement l'accumulation d'amidon dans les plastes.

Pour vérifier cette supposition, on pourrait voir comment se comporte, en présence de glucose, les spores contenant de la chloropbylle et celles qui n'en contiennent pas. Il existe en effet des espèces dont les spores sont très vertes et d'autres dont les spores sont incolores, toutes appartenant à des espèces dites amylophylles, c'est-à-dire présentant de l'amidon dans leurs chloroplastes foliaires.

*Brachythecium rutabulum*, *Polytrichum juniperinum* font partie du premier groupe. Les spores de *Brachythecium*, que j'avais recoltées en décembre dans des capsules operculées, n'étaient peut-être pas tout à fait mûres au moment de leur emploi. Mais elles ont très normalement germé a la lumière. Les deux espèces ont donné des germinations sur milieu glucosé à l'obscurité mais les plastes sont restes petits et n'ont montré que de petites inclusions d'amidon.

Chez *Bryum argenteum*, les 4 ou 5 plastes de la spore sont d'un vert clair moins intense que chez les deux espèces précédentes, mais ils sont tout de même riches en chlorophylle.

Mises à germer à l'obscurité, sur le même milieu A glucosé à 5 g/l, les spores présentent bientôt des plastes plus gros qui se colorent avec l'iode en brun, avec des taches plus sombres. Puis ils deviennent anguleux et se surchargent d'amidon ; le phénomène est toutefois plus lent que chez *Funaria* (de même que la germination) et il est moins accentué.

La présence de chlorophylle n'est donc pas en elle-même un obstacle à l'amylogenèse intense.

Inversement, des spores de *Sphagnum spp.*, dont les plastes sont incolores, n'ont pas germé et n'ont pas formé d'amidon à l'obscurité en présence de glucose.

Source MNHN, Paris

***

En résumé, le glucose est le seul parmi les sucres expérimentés qui provoque une germination certaine et rapide des spores de Funaire à l'obscurité, en même temps qu'une formation précoce et très abondante d'amidon. Son action est sensible même à la très faible concentration de $10^{-5}$.

La présence transitoire de glucides à poids moléculaire plus faible est très probable.

La surcharge amylacée des plastes freine leur division, et la résorption de l'amidon à l'obscurité, si elle peut avoir lieu, est en tout cas très tardive. Par transfert à la lumière, l'amidon est au contraire rapidement consommé, les plastes se divisent et prennent l'aspect de chloroplastes normaux.

Seuls les plastes de la spore apte à germer et ceux du jeune protonéma sont capables, à bref délai, de s'engorger d'amidon.

Les autres chloroplastes ne le peuvent pas, non plus que les petits leucoplastes des cellules apicales de protonéma cultivé en présence de glucose, à l'obscurité.

Ce phénomène n'est pas général et les spores d'autres espèces de Mousses accumulent ou n'accumulent pas d'amidon, sans que ceci puisse être mis en rapport strict avec leur teneur en chlorophylle.



Source MNHN, Paris

# DEUXIÈME PARTIE

# CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT DU PROTONÉMA

## PLAN

Le protonéma des Funaires appartient au type purement filamenteux qui est le plus fréquent chez les Mousses, c'est-à-dire qu'il ne possède aucun organe annexe lamellaire ou massif (lames assimilatrices, bulbilles), sauf le protonéma secondaire qui, d'après SCHIMPER (1848) et JANZEN (1912) pourrait former des bulbilles. Son comportement de croissance est, d'un point de vue morphologique, déterminé plus par son caractère filamenteux que par son caractère de Bryophyte. Je voudrais souligner cette remarque, car elle explique pourquoi il ne sera pas fait d'allusions aux Sphaignes et aux Hépatiques dans les chapitres suivants. Le protonéma filamenteux, dans sa forme d'ensemble, sa manière de s'étendre et d'occuper du terrain, ressemble plus à un thalle de *Penicillium* qu'à un protonéma de *Sphagnum*. Il offre aussi plus de ressemblance avec un tel Champignon filamenteux à croissance apicale qu'avec une Algue filamenteuse à croissance intercalaire.

Malgré sa relative simplicité d'organisation, le protonéma filamenteux possède des parties plus ou moins distinctes, une certaine différenciation organique. Il s'étend en hauteur mais d'une manière très limitée, il s'étend en profondeur, et surtout en surface.

Suivant la nature du milieu sur lequel il est cultivé, le protonéma présente des formes de croissance différentes. C'est dire, au sens de la géométrie, qu'il ne reste pas semblable à lui-même et que, par conséquent, ses diverses parties réagissent différemment à la variation d'un même facteur. Par exemple, l'augmentation de concentration de telle substance dans le milieu augmentera la hauteur du protonéma et diminuera son extension horizontale.

Alors que le terme de « croissance pondérale » est facile à définir, celui de « croissance spatiale » n'a pas de sens en lui-même ; il faut préciser en indiquant qu'il s'agit de la croissance en surface ou de la croissance linéaire de telle ou telle partie du protonéma. Aucune de ces fonctions ne traduira d'ailleurs la vigueur de la culture qu'exprimerait directement la croissance pondérale. Il faudra donc y ajouter l'idée de densité du gazon protonémique, accessible seulement à une appréciation qualitative.

On voit ainsi le défaut des mesures spatiales, mais il est contrebalancé par de grands avantages : le même individu peut être étudié d'une manière suivie au cours de son évolution, les corrélations entre les diffe-

Source MNHN, Paris

ites parties peuvent être mises en évidence ; bref, l'analyse de la issance est beaucoup plus detaillée.

Dans le présent travail, naturellement très incomplet, j'ai dû me limiter choix d'une seule variable quantitative : la croissance diamétrale ou iale, que j'ai choisie tant pour la commodité des mesures que pour signification, ainsi que je l'expliquerai dans le chapitre suivant.

L'aspect quantitatif n'est pas le seul intéressant. Il faut aussi consi- r les formes de croissance et les formes raciales des protonémas. s sont difficiles à décrire dans leurs détails, mais elles sont faciles à sir d'un coup d'œil et à fixer par le dessin ou la photographie. Je nerai donc une idée de la variabilité morphologique du protonéma la Funaire, en insistant sur les différences inhérentes aux souches, m'ont semblé négligées jusqu'ici.

ans cette seconde partie, je suivrai en gros la même démarche que s la première. Je résumerai d'abord ce que l'on sait sur la constitution croissance du protonéma filamenteux en général, de façon à dis- uer les traits qui semblent communs à beaucoup d'espèces et ceux existent chez *Funaria hygrometrica* sans être de règle ailleurs. Dans apitre suivant, j'étudierai l'évolution du protonéma dans les condi- dites standard et la croissance individuelle des filaments proto- iques accessibles à l'observation microscopique, c'est-à-dire celle des ents qui rampent sur le substrat. Ensuite, du point de vue statis- e, j'examinerai la variabilité des mesures de croissance diamétrale protonéma dans les mêmes conditions standard. Puis j'étudierai uence de certains facteurs internes et externes qui m'ont paru les mportants. Enfin, je reprendrai ce qui a trait à quelques questions rme et de développement du protonéma en récapitulant les obser- ons faites au cours des divers chapitres.

## CHAPITRE VIII (1)

## ÉTAT DES CONNAISSANCES RELATIVES AU PROTONÉMA

### 1. — Morphologie du protonéma et terminologie.

J'entend par « *protonéma primaire* » l'ensemble des filaments issus de la spore et par « *protonéma secondaire* » le protonéma issu d'une partie quelconque de la plante feuillée ou gamétophore (2). Ces termes ne prêtent pas à confusion bien que, dans le cas de jeunes bourgeons avortés au stade de quelques cellules et redonnant du protonéma, celui-ci mérite peut-être encore le nom de protonéma primaire.

Les difficultés commencent dès qu'on veut distinguer les filaments du protonéma d'après leurs caractères morphologiques ou leur position

(1) Cette partie historique dépasse un peu le cadre des problèmes que j'ai abordés moi-même. L'ampleur que je lui ai donnée m'a paru justifiée par l'absence de mise au point en langue française.

(2) C'est la distinction faite par MUELLER-THURGAU (1874) entre *Spormoosvorkeim* et *Zweigvorkeim*.

Source MNHN, Paris

relative. Les rapports de forme et de position sont parfois nets, parfois fluctuants, et ils sont très sensibles aux conditions extérieures. En conséquence, il s'est créé au sujet du protonéma un vocabulaire assez riche, mais confus.

D'après leur direction, on pourra toujours qualifier ainsi les filaments : *dressés* lorsqu'ils se dirigent obliquement ou verticalement vers le haut ; *rampants* lorsqu'ils courent horizontalement à la surface du milieu ; *souterrains* ou *plongeants* lorsqu'ils s'enfoncent en direction oblique ou verticale. De telles désignations ne préjugent naturellement pas des causes qui déterminent l'orientation : il peut s'agir par exemple d'une action géotropique ou chimiotropique ou du jeu des corrélations entre filaments. On qualifie donc ainsi un aspect assez superficiel de la morphologie du protonéma.

Les choses se compliquent lorsqu'on envisage la structure des filaments. Correns (1899) distingue d'une part le *chloronéma* composé de filaments aériens riches en chloroplastes et possédant des cloisons transversales droites, d'autre part les *rhizoïdes* (terme employé pour la première fois par Sachs, 1868), qui s'enfoncent dans le sol, brunissent leur membrane, s'appauvrissent en chlorophylle et possèdent des cloisons transversales obliques.

Ces distinctions sont aussi d'ordre physiologique, les parties aériennes (*protonéma aérien*) se spécialisant dans l'assimilation chlorophyllienne, les parties en contact avec le milieu (*protonéma substratique*) dans l'absorption des sels. Mais avec un substrat transparent comme l'est le milieu gélosé, la photosynthèse n'est plus accomplie par les seuls filaments aériens et cependant il y a quand même des filaments riches et des filaments pauvres en chlorophylle, dont l'aspect correspond respectivement au chloronéma et aux rhizoïdes, tels qu'ils sont définis plus haut.

Appliqués aux tout jeunes stades de la germination, les termes de Correns et Sachs sont d'un usage courant et je les ai moi-même employés au cours de la première partie de cet exposé. L'ambiguïté vient du fait qu'on nomme aussi « rhizoïdes » tous les grands filaments rampants ou plongeants qui répondent à la définition structurale donnée plus haut, et « rhizoïdes » encore les filaments nés à la base des gamétophores. Dans ce dernier cas, il suffit de qualifier les *rhizoïdes* de *secondaires* pour supprimer toute possibilité de confusion. Mais il vaut mieux rejeter cette appellation lorsqu'il s'agit des grands filaments du protonema primaire. J'emploierai pour eux le mot *stolons* en l'appliquant aussi bien aux filaments à gros chloroplastes et à membrane incolore (chloronéma) qu'à ceux dont la membrane brunit et dont la chlorophylle se raréfie. Le terme *rhizoïdes*, sous-entendu *primaires*, sera réservé aux filaments germinatifs et à tous rameaux de direction plongeante qui s'amincissent et possèdent des plastes petits et peu nombreux, même si leurs membranes ne brunissent pas et si leurs parois transversales ne sont pas obliques. Sur la figure 18, 5, qui représente un protonéma de *Funaria hygrometrica*, dessiné par H. Müller-Thurgau (1874) et reproduit dans le traité de Goebel (*Organographie der Pflanzen*), j'ai désigné les différentes parties du protonéma selon les conventions ci-dessus. On voit qu'il se compose de stolons rampants qui portent des filaments richement ramifiés et dressés à caractères de chloronéma et à croissance limitée. Les stolons portent aussi quelques rhizoïdes moins ramifiés.

Source MNHN, Paris

Dès 1851 HOFMEISTER admettait que les filaments principaux (stolons) n'ont pas le même comportement de croissance que les filaments latéraux, et que les premiers seuls sont capables de former des bourgeons. Nous verrons plus loin que cette dernière propriété n'est tout de même pas exclusive.

Récemment ALLSOPP et MITRA (1956), retrouvant cette idée de dualité de filaments, ont repris au sujet du protonéma l'expression de structure filamenteuse *hétérotriche*, employée pour les Algues. En examinant de nombreuses Bryales, ils ont conclu à sa généralité, bien que la différence d'aspect entre filaments principaux et rameaux soit parfois peu prononcée.

Cependant, la plupart des auteurs anciens qui ont étudié la morphologie protonémique ont admis que, même sur un protonema à filaments bien différenciés comme celui de *Funaria*, il existe des transitions entre les différentes catégories de filaments : intermédiaires entre la forme chloronéma et la forme rhizoïde (au sens ancien du terme), passage d'une forme à l'autre chez un même filament au cours de sa croissance. Les directions de croissance peuvent changer aussi : un filament d'abord horizontal peut ensuite s'enfoncer dans le substrat ; un filament dressé peut se recourber et ramper... Ceci se produit même si les conditions de culture sont fixes.

La question qui se pose est alors celle-ci : les categories que nous établissons sont-elles artificielles et ne font-elles que répondre à un besoin de nomenclature et de classement auquel la réalité se prête mal, ou bien y a-t-il dans le protonéma des parties fondamentalement différentes (n'ayant pas le même rôle ni les mêmes potentialités) que nous distinguons plus ou moins bien selon qu'elles sont plus ou moins bien révélées par des différences d'aspect ?

Pour SERVETTAZ, il y a deux phases dans l'évolution du protonéma. Dans la première, il s'étend seulement en rampant sur la surface ; dans la seconde, les filaments rampants émettent des rameaux dressés perpendiculairement au substrat. SERVETTAZ ajoute : « quant aux rhizoïdes, ils apparaissent plus tard, parfois même avant les pousses feuillées, et leur formation ne constitue pas... un temps aussi distinct que les deux précédents ».

Tout autre est la théorie emise par SIRONVAL (1917). Il y aurait, dans le développement du protonéma, deux stades distincts :

1° Le *chloronéma* comprendrait le jeune protonéma issu de la spore et serait caractérisé par un mode de ramification irrégulier, avec rameaux aussi épais que les filaments principaux, par des cloisons transversales droites, des membranes incolores, des chloroplastes nombreux et arrondis, des noyaux peu visibles.

2° C'est après une dégénérescence partielle du chloronéma que se formeraient, à partir de quelques cellules apicales restées vivantes, de nouveaux filaments que SIRONVAL appelle *caulonéma*. Il s'agit de filaments rampants épais, portant des rameaux régulièrement disposés et plus minces qui ont à nouveau les caracteres du chloronema (on trouve donc ici la disposition hetérotriche) ; les cloisons transversales sont obliques, les membranes brunissent, les chloroplastes sont petits et secondaires, les noyaux bien visibles. La description correspond à celle des « rhizoïdes » des auteurs anciens. Le protonema secondaire aurait le caractere du caulonéma.

Source MNHN, Paris

Sironval écrit que « Servettaz semble s'être rendu compte de l'existence du caulonéma » en distinguant dans le protonéma une forme rampante et une forme dressée. D'après ce qui vient d'être dit, on ne voit pas comment on pourrait assimiler les phases de Servettaz à celles de Sironval puisque, d'après le premier auteur, c'est le chloronéma dressé qui *succède* à la forme rampante. Le stade « caulonéma » correspondrait plutôt à la troisième phase (apparition des « rhizoïdes ») notée par Servettaz comme peu distincte.

C'est plutôt Schoene qui, bien longtemps auparavant (1905) (1), a donné de l'évolution du protonéma, chez *Funaria hygrometrica* et *Bryum caespiticium*, un tableau concordant avec celui de Sironval : quand le chloronéma a atteint une certaine ampleur, dans la plupart des cas il se développe alors des rhizoïdes plus forts, bruns, avec des cloisons inclinées à 45°, et qui sont une prolongation directe ou une ramification latérale du chloronéma.

Les observations de Sironval ont porté uniquement sur *Funaria hygrometrica* cultivé sur solution de Marchal gélosée, mais il étend ses conclusions à l'ensemble des Mousses. Cependant, même s'il existait toujours dans les types de protonema purement filamenteux, le caulonéma devrait être dans certains cas moins distinct. Dans les cultures de Dening (1929) par exemple, le protonéma de *Buxbaumia aphylla* reste vert jusqu'à l'apparition des gamétophores ; aucun brunissement des membranes ne se manifeste. Tout récemment, Bopp (1957) remarque que la forme caulonema n'existe pas chez *Polytrichum*. De plus, la théorie de Sironval a déjà été partiellement critiquée par Van Andel (1952) qui a obtenu des gametophores de *Funaria* sans constater au préalable une dégénérescence du chlorunéma. Je ne discuterai pas cette question pour le moment et je nommerai *caulonéma* le type morphologique de stolons possédant les caractères structuraux énumérés par Sironval, sans préjuger de sa signification.

*Le mode de ramification* du protonéma des Mousses est généralement latéral. Une cellule d'un filament peut donner 1, 2 ou exceptionnellement 3 rameaux. Chez *Funaria* et beaucoup d'autres espèces, la jeune ramification s'isole par une cloison située juste à sa base et qui rétablit à peu près la forme cylindrique de la cellule-mère. Par rapport à celle-ci, le point d'émergence du rameau peut être apical, médian ou basal. Chez *Funaria*, les filaments de type caulonéma portent régulièrement leurs ramifications à l'apex de chaque cellule, tandis que le chloronéma ne présente pas cette régularité, ainsi qu'il a été dit. Dans les jeunes protonémas de *Ceratodon purpureus*, Oberheidt a compté 69 % de rameaux formés à l'extrémité apicale de la cellule-mère, 7 % au milieu, 21 % à la base. D. von Weitstein, pour *Funaria*, trouve, dans tous les cas observés chez le jeune protonéma, que les rhizoïdes naissent à la partie basale de la cellule-mère et le rameau chloronémique au pôle apical.

La forme des cellules varie beaucoup suivant les espèces. Les cellules sont généralement cylindriques et bien plus longues que larges, mais parfois elles sont courtes et un peu globuleuses, par exemple chez *Grimmia* (Oberheidt) ou *Orthotrichum* (Servettaz). Leurs dimensions peuvent être à peu près constantes, comme chez *Fontinalis* (Janzen, 1912) ou

(1) Sironval ne mentionne pas le travail de Schoene.

Source MNHN, Paris

bien, sur un même filament, leur longueur peut augmenter avec leur distance à la spore, comme chez *Ceratodon purpureus* (Oberheidt). Les cloisons transversales, lorsqu'elles sont obliques, sont plus ou moins inclinées sur l'axe ; leur orientation varie alors souvent d'une cloison à l'autre (1), et elles présentent une forme gauchie, caractéristique, dite « semelle de soulier » d'après les auteurs allemands (« *solenformig* »).

### 2. — Cytologie du protonéma.

Chloronéma et caulonéma se distinguent par les caractères déjà donnés dans leur définition. En outre, la répartition du contenu cellulaire, homogène dans le chloronéma, est polarisée dans le caulonéma en ce sens que la partie apicale des cellules est plus riche en cytoplasme et que les plastes s'y accumulent.

Les variations morphologiques du noyau ont été étudiées par Bopp (1951-1955) chez *Funaria*, et les observations moins détaillées d'autres auteurs sur d'autres espèces de Mousses semblent montrer que les structures y sont les mêmes.

D'après Bopp, lorsqu'on suit un filament en allant de l'apex vers la base, on observe une évolution caractéristique du noyau. Dans la cellule apicale, il est rond, avec un gros nucléole vacuolaire. Dans les cellules suivantes, les vacuoles du nucléole disparaissent, le noyau prend une forme ovale puis s'allonge jusqu'à devenir fuselé, tandis que le nucléole perd de sa netteté et que les corpuscules dits « chromocentres », colorables par la méthode de Feulgen, apparaissent à sa surface. Dans les cellules très âgées, ces chromocentres se disposent en augmentant de nombre.

Le caulonéma montre un rapport intéressant du volume nucléaire avec le brunissement de la membrane : les cellules brunissent progressivement, mais le début du brunissement dans une cellule est toujours net ; or, il coïncide avec une augmentation frappante du volume nucléaire (voir Bopp, 1955, fig. 17).

La forme des chloroplastes se modifie en gros parallèlement à celle du noyau, ainsi que l'avaient déjà remarqué Woesler (1933) et d'autres auteurs : dans les cellules où le noyau est rond, les chloroplastes sont arrondis (chloronéma, cellules apicales de caulonéma) ; ils s'allongent et s'amincissent en même temps que le noyau.

La mitose a été rarement observée sur du matériel fixé ou vivant, à cause du petit nombre de divisions cellulaires qu'on peut rencontrer dans un protonema à un instant donné. Mais les indications qu'on possède (Dening, 1929 ; Woesler, 1933) suffisent à montrer que les noyaux protonémiques se comportent comme ceux des gamétophores. Relativement à ces derniers, nombre de travaux ont été effectués (Motte, 1928 ; Höfer, 1929 ; Heitz, 1928 ; Ho, 1956). J'en rappellerai les résultats à l'occasion de l'étude *in vivo* que j'ai faite de la division cellulaire.

### 3. — Mode de croissance et évolution du protonéma.

Pour l'étudier, il faut suivre sur place les transformations du protonéma. C'est ce qu'ont fait plusieurs auteurs (Dening, 1929 ; Gause, 1931 ; Oberheidt, 1931 ; Woesler, 1933). Ils ont figuré exactement, pour

(1) Rappelons, pour mémoire, la théorie périmée de Sachs et H. Müller-Thurgau suivant laquelle la cellule apicale d'un filament se cloisonnerait selon des plans obliques, avec les mêmes alternances régulières que la cellule à 3 pans du point végétatif du gamétophore.

Source MNHN, Paris

plusieurs espèces de Mousses, les états successifs d'un même protonema au cours de sa croissance à partir de la spore.

L'élongation des filaments se fait par leur extrémité. En effet, on constate généralement que les cellules situées en arrière de la cellule apicale conservent définitivement leur longueur dès qu'elles ont été individualisées. C'est-à-dire que la distance entre deux cloisons transversales reste constante. Pourtant, OBERHEIDT dit que toutes les cellules peuvent s'allonger et WOESLER, dans des dessins successifs d'un filament protonémique d'*Acaulon muticum*, représente un allongement net de la deuxième cellule à partir de l'extrémité, allongement qui se serait produit quelques heures après la division cellulaire. Même dans ces cas, il semble, d'après les dessins des auteurs, que la croissance intercalaire soit une exception et elle joue sûrement un rôle négligeable dans l'extension du protonéma.

L'élargissement des cellules a lieu au contraire d'une manière courante. Il est de règle pour les stolons du type caulonéma, dont la largeur augmente depuis l'extrémité jusque vers la 15e cellule environ. Chez *Funaria*, l'élargissement, en conditions normales de croissance, est très progressif, de sorte que les filaments ont un calibre régulier sauf dans les vieux protonémas où se forment des cellules propagatrices globuleuses.

Dans les conditions de culture réalisées jusqu'ici par les différents auteurs, chaque cellule apicale de filament se divise au rythme d'une mitose par 24 h (JANZEN, WOESLER) ou plus rarement de deux (WOESLER, observation pour *Acaulon muticum*) et la mitose paraît se produire seulement le soir ou au début de la nuit (WOESLER) pour les cultures qui sont faites à la lumière du jour. C'est pourquoi il est difficile de rencontrer des figures de division dans le protonéma.

En outre, il peut se produire des divisions intercalaires de cellules protonémiques, soit qu'elles aient lieu à l'état normal, soit qu'elles traduisent un état plus ou moins pathologique. GOEBEL (1889) a signalé de telles divisions dans le protonéma secondaire, et elles ont lieu aussi dans le protonéma primaire.

On peut distinguer deux cas :

1° Dans les filaments dressés, où une même cellule peut se rediviser deux ou trois fois (OBERHEIDT). Le processus, accompagné de dilatations de la membrane et d'enrichissement en chloroplastes, aboutit à la production d'articles unicellulaires arrondis et très verts qui fonctionnent comme cellules propagatrices ou hypnospores (*Brutzellen*).

2° Dans les filaments rampants, où DENING, OBERHEIDT et WOESLER ont observé des divisions intercalaires sur des protonemas entiers. Chez *Ceratodon purpureus* (OBERHEIDT), il y aurait jusqu'à 5 % de cloisons transversales secondairement interposées entre les cloisons primitives. Il s'en produit aussi obligatoirement si l'on isole une portion de caulonéma (BOPP, 1954).

Dans le cas observé par BOPP, il y a un retour du caulonéma au type chloronéma, pour autant que les phénomènes cytologiques puissent être réversibles : les nouvelles cloisons formées sont droites ; les chloroplastes se multiplient, s'arrondissent et reprennent la forme lenticulaire ; la

Source MNHN, Paris

rilé cellulaire disparaît par suite de la répartition égale des organites ers ; mais la membrane brunie ne se décolore pas.
râce à ces phénomènes, et sans suivre un filament de caulonema s son évolution, on peut reconnaître si l'on a affaire à une cloison itive ou secondaire (fig. 15).

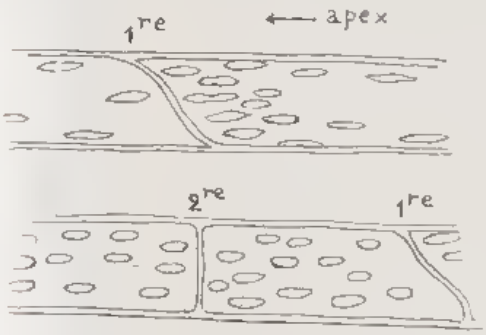
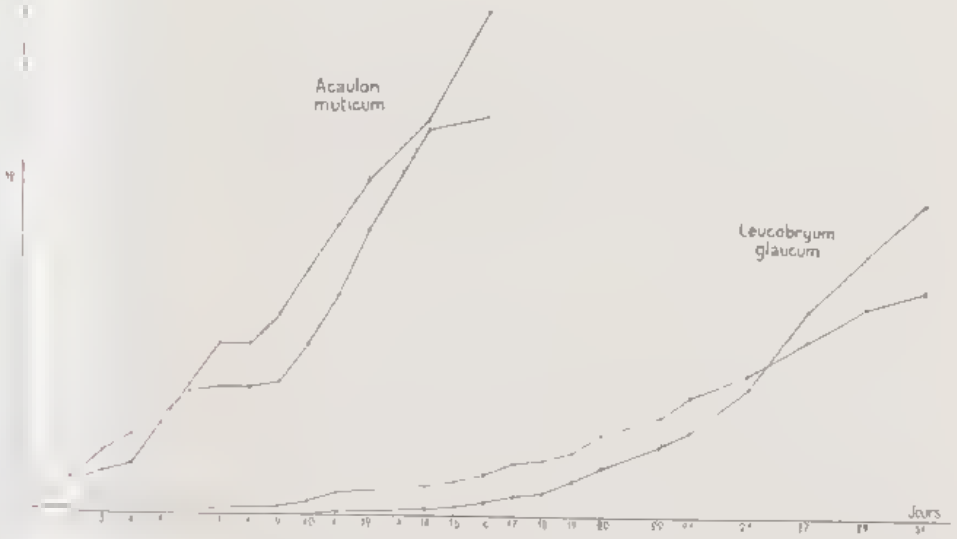



FIG. 15. — Aspect des cellules de caulonéma au voisinage d'une cloison primaire et d'un recloisonnement secondaire. Schéma effectué d'après les données de BOPP.

prés les dessins de WOESLER, j'ai construit les courbes de croissance (el gation) en fonction du temps pour les filaments principaux d'*Acaulon muticum* et *Leucobryum glaucum* (fig. 16). On voit que la croissance est




— Croissance des deux filaments principaux du protonéma chez *Acaulon muticum* et *Leucobryum glaucum*. Mesures effectuées sur des dessins de WOESLER (1933).

légèrement accélérée. Mais comme, dans ces expériences, elle est lente et que les bourgeons se forment respectivement au bout de 17 et 9 semaines, il s'agit là seulement des stades juvéniles du protonéma.

OBERMEYER, pour *Ceratodon purpureus*, dit que la croissance est faible au début, puis augmente à partir du 24e jour après la germination. Le

Source MNHN, Paris

diamètre du protonéma serait (ensuite ?) une fonction presque linéaire du temps jusqu'à la formation des bourgeons, qui a lieu au bout de 40 jours. L'auteur parle cependant d'un fléchissement de la croissance protonémique précédant la formation des bourgeons lorsque les circonstances sont défavorables.

Sironval a étudié la croissance en surface du protonéma de *Funaria hygrometrica* depuis la germination de la spore jusqu'à la formation des bourgeons. Ses courbes sont reproduites fig. 17.

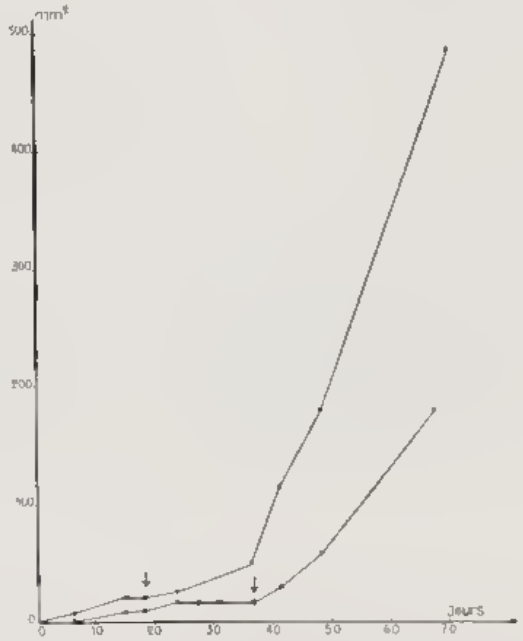



Fig. 17. — Diagramme de Sironval représentant la croissance en surface du protonéma de *Funaria hygrometrica* pour deux cultures effectuées à la lumière naturelle. L'apparition du caulonéma est indiquée par les flèches. Le palier de croissance qui la précède a été marqué ici par un trait renforcé.

Le protonéma jeune a une croissance lente, correspondant au stade du chloronéma. Lorsque la surface a atteint environ 20 mm², au bout de 15 – 25 jours, le chloronéma dégénère et on observe un palier. Puis apparaissent les filaments du caulonéma, dont la croissance est beaucoup plus rapide, et la courbe se relève fortement. Les cultures de Sironval sont encore des cultures lentes. Elles ont été faites seulement avec le milieu de Marchal. L'auteur ne précise pas s'il a ensemencé une seule spore à la fois ou un amas de spores, mais d'après ses figures il est évident qu'il s'agit du deuxième cas.

On a vu déjà que la dégénérescence du chloronéma ne semble pas obligatoire. Il serait utile de revoir également s'il existe toujours un palier dans la courbe de croissance ou s'il s'agit de phénomène accidentel dû à de mauvaises conditions de culture. Il faut remarquer d'ailleurs que, sur une des deux courbes données par Sironval, le palier est à peine distinct et que la courbe de croissance pourrait très bien appartenir au type banal.

Source MNHN, Paris

Tout récemment, enfin, Gorton et Eakin (1957) ont mis en évidence la présence d'un inhibiteur — peut-être un produit de dégradation de l'auxine — produit par le protonéma et diffusant dans le milieu. Il serait responsable de l'arrêt de croissance définitif survenant chez les protonémas âgés.

### 4. Formation des bourgeons.

Pour le protonéma cultivé *in vitro* la durée du développement jusqu'à l'apparition des bourgeons est très diverse selon les espèces. Il est à peu près certain qu'il en est de même dans la nature, mais il est possible que les durées ne s'y classent pas dans le même ordre. Le laps de temps minimum donné par les auteurs est rarement inférieur à un mois. Toutefois, Bopp obtient des bourgeons en 16-18 jours chez *Funaria*, et Gause en 9 jours chez *Physcomitrium pyriforme*, pour des cultures faites sur milieu gélosé, à la lumière naturelle. S. L. Meyer (1910) en obtient en 7 jours chez *Physcomitrium turbinatum* à la lumière artificielle continue, tandis que les cultures de *Funaria* de Sironval n'ont jamais produit de bourgeons à la lumière artificielle.

La figure de C. Müller (1871), reproduite dans plusieurs traités classiques (Ruhland, 1924 ; Van der Wijk, 1932) et ici, fig. 18, 1, montre d'une façon exacte le mode habituel de formation des bourgeons chez *Bryum argenteum*. C'est le même aussi chez *Funaria*.

Zederbauer (1902), d'après l'examen de plusieurs espèces, considère que c'est le cas le plus général : les bourgeons naissent presque toujours sur le côté de cellules robustes qui apparaissent sur un filament principal ou à la base d'un filament secondaire.

Pourtant, le même auteur ainsi que Ruhland notent dans quelques cas la naissance du bourgeon aux dépens d'une cellule terminale. Sertaz obtient ce même mode de formation dans des cultures serrées de *Phascum cuspidatum* et le dessin qu'il en donne est reproduit ici, fig. 18, 6. Chez *Bryum argenteum*, Wodsler observe la formation de bourgeon à l'extrémité d'un rameau aérien qui peut être court (1-2 cellules) dans de bonnes conditions d'éclairement, mais peut compter jusqu'à 9 cellules en cas d'éclairement insuffisant.

Pour Sironval, la propriété de former des bourgeons est dévolue au caulonéma et au protonéma secondaire. Bopp s'est rallié à cette opinion en ce qui concerne *Funaria*, et considère que le caulonéma est une étape essentielle du développement qui précède l'apparition des bourgeons.

Dans les cultures monospores de *Funaria* et de *Tortula* faites par Bopp (1952), l'ensemble des gamétophores se dispose en « rond de sorcière » à une distance du centre (c'est-à-dire de la spore) qui est toujours à peu près la même. Ce résultat semble donc appuyer la théorie de Sironval, du moins en ce qui concerne les espèces précédentes, puisque les filaments sphériques seuls auraient le pouvoir de produire des bourgeons.

Par contre, la disposition annulaire n'a pas été retrouvée par Bopp (1952, 1957) chez *Polytrichum formosum* et *Catharinea undulata*. D'après les anteurs plus anciens, il semblerait même que les bourgeons peuvent naître très près de la spore, ainsi que le montrent les dessins de Schimper (1848) et de Müller-Thurgau (1874) pour *Funaria*, et aussi de Janzen

Source MNHN, Paris

(1912) pour *Hypnum cupressiforme* (fig. 18, 1, 3, 5). Il est vrai qu'il peut s'agir d'erreurs d'interprétation, car la forme sphérique de la spore peut s'effacer au cours de la croissance et l'intrication des filaments peut rendre difficile l'observation dans cette région. Dans le dessin de SCHIMPER

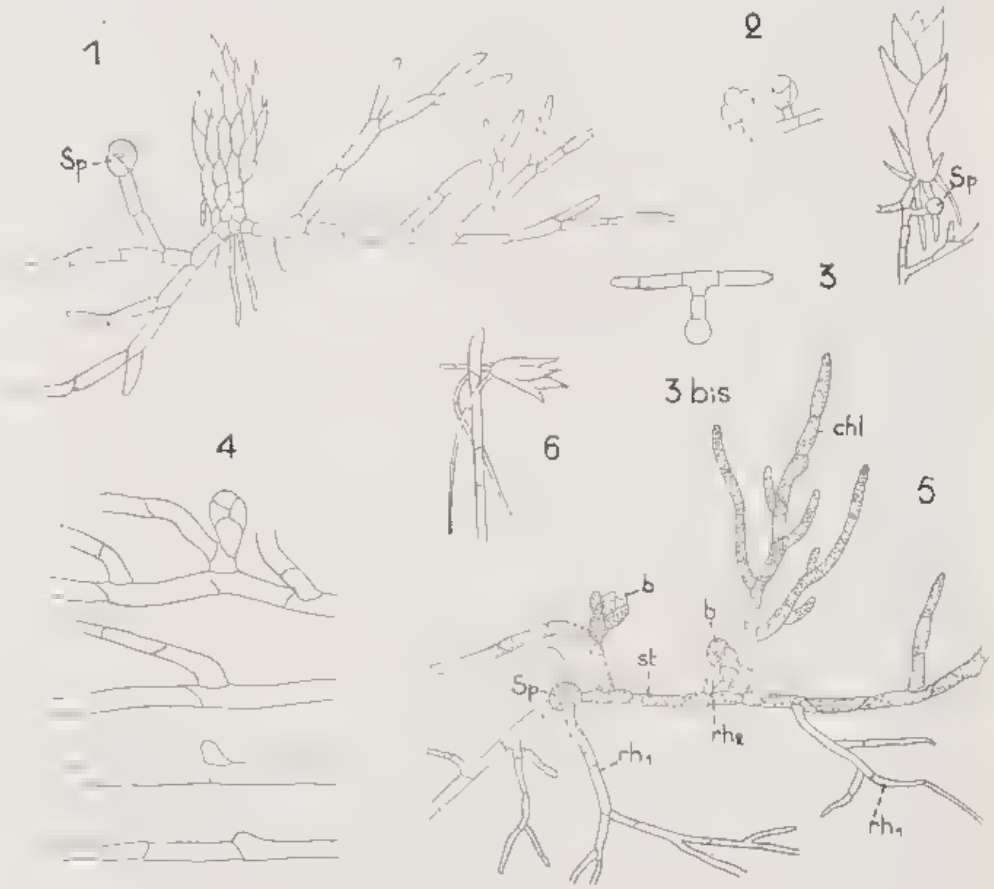



FIG. 18. — Formation des bourgeons sur le protonéma, d'après divers auteurs : 1. Chez *Funaria*, d'après SCHIMPER (1818). Le bourgeon s'est formé à peu de distance de la spore. Il y a manifestement deux erreurs : l'embase pluricellulaire du bourgeon, la trop grande minceur des rhizoïdes secondaires. 2. Chez *Funaria*, d'après JANZEN (1912). Les bourgeons sont plus rapprochés qu'à l'ordinaire. 3. Chez *Hypnum cupressiforme*, d'après JANZEN (1912). Le bourgeon est très voisin de la spore. Celle-ci, comme sur la figure de SCHIMPER, paraît terminer un rameau du protonéma ; mais le dessin 3 bis, représentant une germination de *Dicranum scoparium* (original), explique la possibilité d'une telle apparence. 4. Chez *Bryum argenteum*, d'après C. MULLER-BÉROL (1894). Mode de formation et position du bourgeon les plus fréquemment rencontrés aussi chez *Funaria*. 5. Chez *Funaria*, d'après H. MÜLLER-THURGAU (1893), avec notations ajoutées selon la nomenclature adoptée ici : sp. spore ; st. : stolon ; chl : chloronéma dressé ; $rh_1$ : rhizoïde primaire ; $rh_2$ : ébauche de rhizoïde secondaire naissant sur un bourgeon b. La spore est très proche d'un des bourgeons. 6. Chez *Phascum cuspidatum*, d'après SERVETTAZ (1913) ; le bourgeon naît sur la cellule apicale d'un filament dressé ayant l'aspect de chloronéma (cloisons transversales droites).

(qui est douteux sur certains points) et dans celui de JANZEN, la spore paraît même issue d'un rameau de protonéma. Cependant cette apparence doit pouvoir se présenter, car j'ai moi-même observé dans des germinations de *Dicranum scoparium* (fig. 18, 3 *bis*) une sorte de dichotomie de la

Source MNHN, Paris

cellule apicale qui peut expliquer cet aspect ultérieur anormal. De plus, Wiesler, dont les observations semblent dignes de confiance, signale que, chez *Plagiothecium Roeseanum*, le bourgeon peut naître à partir de cellules voisines de la spore ou encore de la spore même. Ces faits, s'ils sont exacts enlèvent de sa généralité à la théorie de Sironval.

A un autre point de vue, Bopp (1952) montre que, même si la disposition annulaire des bourgeons est réalisée, elle ne traduit pas une propriété intrinsèque de certains filaments. En effet, si l'on excise toute la partie centrale du protonéma en respectant la zone externe qui devrait plus tard porter les bourgeons, ceux-ci apparaissent en dehors de la dite zone, plus tardivement, sur du protonéma plus jeune. Bopp (1957) a encore insisté sur cette idée en montrant que des fragments de protonémas âgés, après plusieurs repiquages successifs, forment toujours des bourgeons dans le même délai et à la même distance du centre de la culture.

On a déjà vu précédemment qu'un filament de type caulonema retourne au type chloronéma lorsqu'on l'isole. En exprimant ces faits avec les termes de Sironval, on peut dire que le caulonema ne garde sa structure et ses propriétés organogènes qu'en tant qu'une certaine quantité de chloronema les induit. Il paraît assez curieux que le chloronema exerce cette action alors qu'il doit être dégénéré, à moins qu'il n'agisse par des substances diffusibles dans le milieu. Bopp ne semble pas avoir eu connaissance de la publication de Sironval au moment où il a fait ses expériences de 1952. Il n'a donc pas discuté ce point. Mais il ne fait pas mention d'une quelconque dégénérescence de la partie centrale du protonéma dans ses cultures.

Lorsqu'on prend, comme point de départ des cultures, non pas la spore mais un fragment plus ou moins grand de protonema, on voit que les gros fragments donnent plus vite des bourgeons que les petits. Bopp a également expérimenté sur du protonéma secondaire « régénéré » à partir de feuilles isolées ou de fragments de feuilles. Il note aussi un rapport direct entre la surface foliaire employée et la précocité d'apparition des premiers bourgeons.

On retrouve donc dans plusieurs cas l'idée de masse inductrice jouant un rôle dans l'organogenèse.

### 5. — **Influence des conditions de culture sur la morphologie et le développement du protonéma.**

Les résultats précédents se rapportent à des cultures effectuées sur une solution minérale gélosée, de composition favorable, et dans des conditions moyennes de température et d'éclairement — cultures généralement faites au laboratoire, près d'une fenêtre, et mises à l'abri des rayons solaires directs.

Dans une autre catégorie de recherches, très nombreuses, on a envisagé l'influence des variations de milieu sur le protonéma. Pour une autre espèce, l'influence des facteurs internes, tels que la race, n'a au contraire été mentionnée que rarement (Prinsheim, 1921 ; Fitting, 1950) et sans étude systématique. Le matériel d'expérience est, bien entendu, limité presqu'exclusivement aux espèces de culture facile,

Source MNHN, Paris

dont *Leptobryum pyriforme*, *Ceratodon purpureus* et surtout *Funaria hygrometrica*.

On peut classer en deux groupes les expériences faites sur le protonéma : celles qui portent sur les premiers filaments émis par la spore et celles qui portent sur le protonéma dans l'ensemble de son évolution. A cause de la rapidité et de la facilité d'expérimentation, c'est dans le premier groupe qu'on trouve le plus grand nombre de travaux effectués. Aussi je résumerai d'abord ce qui a trait spécialement aux filaments germinatifs, c'est-à-dire à ce qu'on appelle souvent le « type de germination ».

### 1° Influence des facteurs externes sur les filaments germinatifs.

Pour une même espèce, le nombre, l'aspect, la direction, l'ordre de succession des filaments germinatifs changent avec les conditions de culture.

Schoene (1906), Gurlitt (1918) montrent que la dilution de la solution nutritive favorise la production de rhizoïdes. Les solutions concentrées l'inhibent et épaississent le chloronéma, de sorte que les rhizoïdes apparaîtraient comme des formes de famine (Gurlitt).

La déficience du milieu en certains éléments agit aussi. Chez *Funaria*, en l'absence d'azote, il ne se forme qu'un rhizoïde, tandis que nombre d'autres espèces ne formant pas normalement de rhizoïdes ont leur croissance inhibée ; l'absence de phosphore a un résultat analogue et cause en plus un certain retard à la germination (Schoene).

L'intensité lumineuse influence l'épaisseur des filaments ainsi que leur ordre d'apparition. Pour *Funaria*, quand l'intensité lumineuse est assez forte (conditions habituelles), le rhizoïde naît avant le chloronéma. Quand la lumière est faible, le chloronéma phototrope positif naît d'abord ou même se forme seul ; mais si le milieu est additionné d'auxine, le premier filament est un rhizoïde phototrope négatif (Heitz, 1942). Fitting (1950) montre, toujours sur *Funaria*, que non seulement l'intensité lumineuse mais la concentration du milieu, sa composition et son pH peuvent changer les rapports dans l'ordre d'apparition des filaments. Un filament donné peut même changer de caractère morphologique et son phototropisme peut s'inverser spontanément sur certains milieux. Diverses souches de Funaires ne se comportent d'ailleurs pas de la même façon.

Kachroo (1954) reporte que le type de germination de *Physcomitrium pyriforme* dépend des conditions de culture et d'éclairement, et on peut ainsi réaliser toutes les dispositions décrites chez les diverses espèces de Mousses : un chloronéma seulement ; un rhizoïde, puis un chloronéma ; rhizoïde et chloronéma simultanés ; un chloronéma puis un rhizoïde.

De ces résultats, plutôt compliqués, on peut conclure que la disposition des premiers filaments est un des traits les plus influençables du protonéma ; par la suite, je n'insisterai pas sur cette morphologie du début de la croissance, et je ne dissocierai pas l'effet des divers facteurs sur les premiers filaments de leur effet sur la croissance du protonéma dans son ensemble.

### 2° Influence des facteurs physiques sur le protonéma.

Ils n'ont pas suscité d'études quantitatives, étant donné les difficultés techniques.

A) La considération du facteur *température* a en général été laissée de côté. Servettaz (1913) signale simplement que l'intervalle favorable est de 18 à 25°.

Source MNHN, Paris

B) *L'intensité lumineuse*, reconnue très anciennement comme facteur primordial dans la germination, joue évidemment un rôle aussi important dans la croissance et le développement du protonéma (KLEBS, 1893 ; JANZEN, 1912 et les auteurs plus récents). Le fait principal non évident est qu'il faut une plus forte lumière pour provoquer l'apparition des bourgeons que pour assurer la bonne croissance du protonéma. Au-dessous d'un certain seuil d'éclairement, on peut conserver une Mousse indéfiniment à l'état de protonéma (SERVETTAZ).

Pour les éclairements « moyens », le taux de croissance du protonéma est proportionnel à la quantité quotidienne d'énergie lumineuse reçue, sans qu'intervienne de phénomène photopériodique (SIRONVAL, 1947).

Le protonéma secondaire demande moins de lumière pour former des bourgeons que le protonéma primaire (KLEBS, 1893 ; PRINGSHEIM, 1935).

SIRONVAL n'a pas obtenu la formation de caulonéma, et par suite de bourgeons, sur du protonéma cultivé en lumière artificielle continue, probablement parce que l'éclairement de ses cultures était insuffisant. Mais une fois la formation du caulonéma induite en lumière naturelle, ce dernier a continué à croître en lumière artificielle et a produit des bourgeons.

PRINGSHEIM (1935) a envisagé l'influence de la *longueur d'onde* sur le développement du protonéma. LISTOWSKI (1927), du même point de vue, a arrêté ses observations aux jeunes stades de la croissance. Les expériences de PRINGSHEIM se limitent à l'emploi de trois filtres à la gélatine, interposés entre une source de lumière blanche artificielle et des cultures de *Funaria* sur milieu sucré. Il constate que la lumière verte ne permet pas un meilleur développement que l'obscurité. La lumière rouge est un peu plus efficace que la bleue mais beaucoup moins que la blanche : tandis que les témoins sans écran forment des gamétophores en un mois, les cultures avec écran n'en forment pas en quatre mois. On ne sait pas dans quelle mesure l'assimilation chlorophyllienne intervient dans ces phénomènes.

C) *Le milieu liquide* permet, d'après tous les auteurs, une croissance convenable du protonéma, mais les avis sont partagés quant à son effet sur le développement. D'après BECQUEREL (1906), SERVETTAZ (1913) et BROWN (1919), il inhibe plus ou moins la formation des bourgeons. D'après GURLITT (1918), c'est sur les parties émergées du protonéma que se localisent les tiges feuillées, et leur absence au sein du liquide serait due à l'insuffisance d'oxygène. SCHWEIZER (1930) voit les bourgeons de *Funaria* apparaître aussi bien dans le liquide qu'au-dessus, contre les parois du vase de culture. MEYER (1910) obtient des gamétophores de *Physcomitrium turbinatum* en 20 jours sur milieu gélosé, en 50 jours et en petit nombre sur le même milieu liquide.

Pour PRINGSHEIM (1921) *Leptobryum pyriforme* donne des bourgeons et des propagules dans le liquide de culture. Mais, en 1924, le même auteur trouve que la race fertile de cette espèce, au contraire de la race apogamique, ne forme pas de gamétophores sur le protonéma immergé. *Funaria hygrometrica* et *Ceratodon purpureus* se comporteraient comme la race apogamique de *L. pyriforme* (PRINGSHEIM et PRINGSHEIM, 1935).

Il est très probable que les différentes espèces manifestent à cet égard des propriétés différentes. Mais les conditions de culture doivent éga-

Source MNHN, Paris

lement jouer puisque les derniers résultats énoncés et ceux de BROWN et GURLITT, qui portent également sur *Funaria hygrometrica*, se contredisent. Il n'en reste pas moins que dans la majorité des cas, le milieu liquide est défavorable au développement du protonéma.

3° INFLUENCE DES FACTEURS CHIMIQUES SUR LE PHOTONÉMA.

*A*) L'effet de la *concentration totale des sels* employés dans le milieu a été considéré de deux points de vue : la recherche des valeurs extrêmes pouvant être supportées et la recherche d'un optimum.

SERVETTAZ (1913) trouve que le milieu de Marchal employé à la concentration globale de 10 g/l est léthal ; à 1 g/l il est encore nocif pour les protonémas de plusieurs espèces dont *Hypnum* (*Pseudoscleropodium*) *purum*.

GURLITT (1918) a expérimenté avec une gamme étendue de concentrations, afin de déterminer les limites de résistance de certaines plantes. Parmi les Mousses, le protonéma de *Funaria hygrometrica* se montre particulièrement accommodant et supporte sans mourir une concentration de 10 g/l de sels (formule de KNOP). L'auteur met cette faculté en rapport avec l'habitat courant de cette espèce sur les emplacements de foyers riches en substances solubles. Pour les concentrations très fortes, les phénomènes osmotiques sont sans doute prépondérants par rapport aux influences purement chimiques.

En restant dans les limites physiologiques de concentration, on rencontre des phénomènes plus complexes, qui influencent plus spécifiquement tel ou tel processus du développement. SERVETTAZ (1913) évalue la concentration optimale à 3 g/l (milieu de Marchal). Avec 1 g/l il obtient encore une croissance assez bonne du protonéma, mais les pousses feuillées ne se forment que très tard. PATSCHOWSKY (1926), qui a suivi en culture tout le cycle de développement de *Funaria*, trouve un optimum à 1.5 g/l environ pour la croissance des gamétophores, et à une concentration plus faible pour la production des organes sexués et la croissance du sporogone.

Plus la solution nutritive est diluée, plus le système des rhizoïdes augmente (SCHOENE, 1906). PATSCHOWSKY le confirme et trouve qu'une très faible concentration (0,3 g/l) retarde l'apparition des bourgeons.

PRINGSHEIM (1921) montre que les fortes concentrations inhibent la formation des bourgeons et des propagules chez *Leptobryum pyriforme*. WOESLER (1933) trouve au contraire qu'avec une forte concentration (8,75 g de sels), *Leucobryum glaucum* produit plus vite des cellules propagatrices ; mais ces formations ne sont pas équivalentes à des bulbilles massifs bien différenciés. La concentration de 8,75 g/l est d'ailleurs inhibitrice pour le protonéma d'une autre espèce, *Plagiothecium Roeseanum*.

*B*) *La composition du milieu minéral* a une influence encore plus complexe et les travaux effectués à ce propos sont relativement peu nombreux. Je ne parlerai pas des essais comparatifs qui ont amené tel auteur à choisir tel milieu classique de formule donnée. J'indiquerai seulement les résultats d'expériences systématiques sur l'influence de telle ou telle catégorie de sels.

Source MNHN, Paris

Becquerel (1906) supprime chaque élément à tour de rôle dans une solution minérale de base. L'absence de N, de S ou de Mg entraîne la mort d'*Atrichum undulatum et Brachythecium velutinum* peu après la germination des spores. L'absence de K n'est pas mieux supportée par la première espèce, tandis que la seconde évolue à peu près normalement. L'absence de Fe ou de P autorise une croissance un peu plus prolongée.

Servettaz, en prenant comme base la solution de Marchal et en employant la même méthode, confirme les résultats de Becquerel en ce qui concerne la nécessité de N, P, Mg, Fe. Au contraire, pour les espèces qu'il cultive, l'absence de K est mieux tolérée et bien plus longtemps. L'absence de Ca est également bien tolérée.

Von Ubisch (1913) cultive *Funaria hygrometrica* sur des solutions renfermant un seul des sels de la formule de Knop et obtient des bourgeons dans tous les cas. Il ne confirme pas les résultats de Servettaz relatifs au rôle indispensable de Mg.

D'après Servettaz, l'azote ammoniacal paraît plus favorable que l'azote nitrique, pour l'ensemble de la croissance et du développement, d'où l'avantage de la solution de Marchal sur la solution de Detmer par exemple.

Pringsheim (1921) en essayant différentes sources minérales d'azote, à teneur en autres sels étant fixe, ne trouve au contraire aucun avantage des sels d'ammonium par rapport aux nitrates pour la culture de *Leptobryum pyriforme*. Le nitrate d'ammonium, qui est le plus favorable, ne permet quand même pas une aussi bonne croissance du protonéma que le nitrate de calcium et il retarde la formation des bourgeons. L'acidification du milieu contenant des sels d'ammonium peut être mise en cause mais elle n'est pas seule à agir, car les mêmes phénomènes se produisent avec une solution contenant du phosphate d'ammonium, qui reste neutre. Pringsheim conclut que l'ammonium en lui-même doit être nuisible. Il signale aussi la nécessité du fer pour les cultures.

Patschowsky (1926), avec *Funaria hygrometrica*, contredit les affirmation de Pringsheim. Il opère en milieu renouvelé en employant comme base le liquide de Knop imprégnant du sable siliceux. Avec le nitrate d'ammonium, le protonéma est plus développé et les plantes feuillées apparaissent plus tôt qu'avec le nitrate de calcium, ce qui concorde avec les observations de Servettaz et celles, plus anciennes, de Tréboux (1905). Les tiges feuillées restent plus petites dans le premier cas, mais sont plus touffues et plus serrées.

Patschowsky étudie également la variation de teneur du milieu en phosphore et montre que l'influence formative de cet élément est beaucoup moins importante que celle de l'azote, dont le rôle est dominant. En effet, on retrouve, en faisant varier la concentration du nitrate seul, les mêmes résultats qu'en faisant varier la concentration globale en sels du milieu. La diminution de la teneur en N favorise le développement des rhizoïdes aux dépens des parties aériennes, et son augmentation produit l'effet inverse. Avec $(NO^3)^2$ Ca, l'optimum pour la croissance du protonéma est 1 à 2 g/l ; pour la croissance des tiges, il est de 0,5 à 1 g/l et pour la croissance du sporophyte 0,25 g/l.

D'autre part, le même auteur ne reconnaît pas la nécessité d'ajouter un sel de fer lorsqu'on utilise le milieu au nitrate de calcium. Mais il



Source MNHN, Paris

note des signes de chlorose chez les gamétophores cultivés sans fer avec le nitrate d'ammonium.

Les contradictions majeures portent donc sur le rôle précocement nécessaire ou non de certains éléments, dont Mg et Fe, et sur la préférence pour $NO^{3-}$ ou $NH^{4+}$ comme source d'azote.

Là encore, les solutions de base employées, lorsqu'on fait varier la teneur en un élément, ne sont pas les mêmes suivant les auteurs. En outre, PATSCHOWSKY seul a opéré en milieu renouvelé et il élimine ainsi l'action nocive produite par l'accumulation de l'anion lié à l'ammonium, l'absorption de ce dernier étant toujours plus rapide. Enfin, PATSCHOWSKY a opéré en milieu non stérile, et il dit lui-même que la présence d'un sel d'ammonium favorise le développement des moisissures. Or, on va voir bientôt que le rôle de celles-ci n'est pas négligeable.

*C*) Il est à prévoir que les indications données sur l'*influence du pH* doivent être encore beaucoup plus tributaires du milieu employé, donc qu'elles ont une valeur tout à fait relative. Elles peuvent difficilement servir à des comparaisons avec le comportement écologique et KESSLER (1914), qui a abordé ce sujet, souligne qu'on ne peut obtenir des milieux alcalins sans précipiter une partie des sels de la solution de base, de sorte qu'on opère avec des concentrations différentes en certains éléments (Mg en particulier). En se servant simplement d'eau alcalinisée ou acidifiée par KOH ou ClH il a pu montrer que, pour la plupart des espèces, les pH favorables à la germination correspondent aux pH des substrats naturels sur lesquels elles vivent. Naturellement, cette méthode ne peut s'étendre aux stades plus avancés, faute d'aliments minéraux dans le milieu.

Dans un autre ordre d'idées IKENBERRY (1936), pour *Physcomitrium turbinatum*, trouve une étroite relation entre les pH favorisant la germination et ceux favorisant la croissance.

SCHWEIZER (1930) montre que le protonéma de *Funaria* est plus ou moins indifférent à l'acidité (cultures sur Detmer additionné d'acide phosphorique, citrique, humique). La germination a encore lieu à pH 1,5 ; mais les bourgeons se développent un peu plus tard avec les solutions très acides. PRINGSHEIM trouve aussi que le protonéma de *Leptobryum pyriforme* est peu réceptif aux changements de pH.

Par contre, MARCHAL (1907), SERVETTAZ (1913) recommandent de neutraliser le milieu, car toute trace d'acidité nuit aux Mousses en culture.

SCHWANITZ (1932) décèle un retard croissant dans la formation des bourgeons avec l'alcalinité croissante (solution de BENECKE). Mais, pour pH 6,9, *Funaria hygrometrica* en produit encore, quoique tardivement, tandis que *Leptobryum pyriforme* n'en fait plus du tout bien que le protonéma ait une bonne croissance. Mais si l'on amène tardivement le pH à cette valeur, on ne peut plus empêcher les filaments âgés de former des bourgeons. On retrouve ici quelque chose d'analogue aux résultats de SIRONVAL pour le passage de la lumière du jour à la lumière artificielle : si la culture est restée longtemps à la lumière du jour, on ne peut plus empêcher, par un transfert en lumière artificielle, la production du caulonéma et la formation des bourgeons.

L'interprétation de SCHWANITZ, à savoir que des propriétés nouvelles se sont inscrites dans les cellules des vieux filaments, est amplement infirmée par les expériences de BOPP déjà mentionnées.

*D*) Diverses *substances organiques* ont été expérimentées sur les cultures de protonéma dans les conditions normales d'éclairement.

Certains produits naturels, tels les décoctions de terre, les substances humiques, jouent un rôle favorable dans la croissance et le développement (PRINGSHEIM, 1921 ; SCHWEIZER, 1930).

Les sucres, ajoutés au milieu minéral à des concentrations supérieures à 10 g/l, inhibent la formation des bourgeons tandis que le protonéma est plus touffu et moins étendu (E. et O. PRINGSHEIM, 1935). Ces fortes concentrations ne permettent pas une croissance durable du protonéma de certaines Mousses,

Source MNHN, Paris

tandis qu'au contraire, la concentration de 5 g/l stimule cette croissance et celle des tiges feuillées (Servettaz). Robbins (1918) signale aussi un effet favorable des sucres à la lumière sur le protonéma de *Ceratodon purpureus*.

D'après Fries (1943), les vitamines $B_1$, $B_6$, C, l'acide pantothénique et la biotine n'augmentent pas le poids sec des protonémas de Funaire cultivés en milieu liquide. Sironval (1947) note au contraire une croissance plus rapide du chloronéma en présence de ces mêmes substances. Mais les expériences ne sont guère comparables, car Sironval opère en milieu gélosé et mesure la croissance en hauteur des filaments protonémiques.

Bensin-Evans (1953), d'autre part, observe que la croissance des jeunes protonémas de *Mnium hornum*, est doublée par l'adjonction d'extrait de levure.

Dans l'ensemble, les résultats paraissent donc positifs, au moins en ce qui concerne la vitesse de croissance.

L'acide β-indolylacétique, employé aux concentrations de $10^{-7}$ à $10^{-5}$, augmente la production de matière sèche par le protonéma de *Funaria hygrometrica* cultivé sur milieu liquide ; l'optimum de concentration est $10^{-5}$ (Fries, 1943). Bopp (1953) trouve le même optimum pour la croissance (comptée en nombre de cellules) des jeunes protonémas, et une faible augmentation du nombre des bourgeons. Les concentrations plus fortes sont inhibitrices. Patterson (1957), pour d'autres Mousses ou Hépatiques, note également une accélération de la croissance des jeunes germinations sous l'influence de l'AIA entre $10^{-8}$ et $5.10^{-7}$.

D'autres substances auxiniques de synthèse, comme l'acide naphtalène-acétique (Hurel-Py, 1948), le 2,4 dichlorophénoxyacétate de sodium (Kofler, 1951), sont inhibitrices pour la croissance et le développement du protonéma aux fortes doses ($10^{-4}$ — $10^{-5}$), sans qu'on puisse mettre en évidence, pour cette dernière substance, une valeur stimulante parmi les faibles concentrations.

De plus, certaines substances ou complexes de substances, encore indéterminées chimiquement, ont une action stimulante très nette sur la production des tiges feuillées. Elles sont émises par le thalle de plusieurs Champignons filamenteux (*Oospora* ?, *Penicillium*...) qui infestent anciennement les cultures de protonéma (Servettaz, 1913 ; Sironval, 1947).

Sironval a montré, pour les protonémas cultivés à la lumière artificielle et incapables de dépasser le stade chloronéma, qu'une infestation tardive par un mycélium suffisait à provoquer l'apparition du caulonéma. Mais pour que l'effet soit rapide, il faut que le chloronéma ait déjà un certain âge. Sironval interprète ceci en supposant que deux groupes de facteurs sont nécessaires pour l'initiation du caulonéma : le premier est synthétisé à la lumière naturelle ou artificielle par le chloronéma, mais progressivement (on peut retrouver ici encore l'idée d'une certaine quantité de tissus nécessaire) ; le deuxième n'est synthétisé qu'à la lumière naturelle par le chloronéma et il peut être apporté par le thalle du Champignon. Sironval n'a pas réussi à reproduire l'action du Champignon en utilisant diverses substances organiques (sucres, vitamines, acides aminés, auxines).

Enfin, d'après Corton et Lakin (1957), l'adénine et surtout la kinétine, qui sont sans action sur l'allongement des filaments protonémiques, augmentent le nombre des bourgeons produits. La kinétine favorise les divisions cellulaires bourgeonnant à la petite masse indifférenciée qui constitue le jeune bourgeon. Elle n'est pas un facteur d'organisation. C'est par la suite, lorsque la cellule apicale s'individualise, qu'un gradient d'auxine se crée, que la croissance polarisée débute et que le bourgeon s'organise en gamétophore.

*E*) Les *cultures à l'obscurité* relèvent d'un problème particulier : peut-on remplacer totalement l'action de la lumière en fournissant à la plante verte des aliments assimilables qui permettent sa croissance et son développement ? La réponse est jusqu'ici négative en ce qui concerne la formation des bourgeons de Mousses.

Seul Fries (1945) a constaté dans quelques cas la présence de gamétophores stipités sur des protonémas de Funaires cultivés à l'obscurité en milieu sucré liquide. Mais il ensemençait alors des fragments de protonémas cultivés à la lumière et qui devaient déjà porter des bourgeons ; lui-même, en ensemençant des fragments très petits n'a plus obtenu un tel résultat, et il conclut

Source MNHN, Paris

que rien ne permet d'affirmer que les bourgeons puissent se former à l'obscurité.

Pour le protonéma, même en milieu purement minéral, on peut obtenir une certaine croissance résiduelle à l'obscurité, à partir des réserves de la spore (si celle-ci est capable de germer), ou d'un implant de petite taille. Les filaments deviennent de plus en plus minces et les cellules se vident avec l'âge au profit de la pointe qui continue de s'allonger pendant un certain temps.

En présence d'un sucre, ajouté à la solution minérale, on obtient une croissance plus conséquente mais dont l'importance paraît varier avec l'espèce cultivée. Robbins (1918) obtient avec *Ceratodon purpureus* un meilleur résultat qu'avec *Funaria hygrometrica*. Le glucose, et mieux encore le lévulose, ont entretenu une croissance notable de la première espèce pendant deux mois et demi. Le protonéma n'a pas été suivi plus longtemps et on ne peut donc pas dire combien de temps cette croissance aurait continué. Aucun essai de repiquage n'a été tenté.

Von Ubisch (1913), Pringsheim et Pringsheim (1935) ajoutent au milieu sucré une source organique d'azote. Avec la peptone, Von Ubisch obtient, à partir des spores de *Funaria*, des filaments grêles qui cessent de croître au bout de 14 jours. Pringsheim et Pringsheim emploient un extrait de levure, ou de viande, ou de malt, mais sans succès pour *Leptobryum* et d'autres genres ; *Funaria* et *Ceratodon* au contraire donnent, à partir d'un implant de protonéma, des longs filaments blanchâtres qu'on peut apparemment repiquer d'une manière illimitée. Pour *Funaria*, la croissance est meilleure en présence d'acides aminés qu'en présence de peptone, d'où l'on conclut que le pouvoir protéolytique du protonéma est faible. Fries (1943) trouve que *Leptobryum* et *Funaria* assimilent d'une façon très satisfaisante le tartrate d'ammonium ; ce qui dénote une certaine autotrophie par rapport à l'azote.

## Conclusion.

On voit que nos connaissances sur la morphologie et la physiologie du protonéma sont encore peu coordonnées et renferment des contradictions. La diversité des résultats descriptifs et expérimentaux provient à la fois des caractères propres à chaque espèce et propres au milieu employé, voire aussi à la méthode de culture et aux conditions physiques.

L'impression générale qui se dégage des recherches exposées est qu'elles ont été faites avec deux attitudes d'esprit trop différentes :

Dans les études concernant la structure du protonema, présumant d'une stabilité morphologique assez grande, on a trop négligé la possibilité de variations dues aux conditions expérimentales et on a parfois généralisé trop vite les résultats.

Dans les études concernant l'influence des facteurs externes, on a eu tendance à considérer le protonéma comme un tout dont on envisageait la croissance globale (évaluée en poids ou appréciée qualitativement) et le développement (formation des bourgeons), sans guère prêter attention à l'aspect et à la structure de détail.

Seules les recherches portant sur les filaments germinatifs ont concilié les deux attitudes, et les résultats, par leur complexité, ne sont pas très encourageants. L'intérêt que peut avoir, par exemple, l'existence de deux phases dans le développement du protonéma (Sironval) appelle cependant des recherches analogues sur l'ensemble de la croissance protonémique. Aussi me suis-je efforcée, au cours des expériences relatées plus loin, de ne pas me limiter aux seules mesures et aux formes d'ensemble, mais d'observer aussi l'aspect des filaments.

Source MNHN, Paris

## CHAPITRE IX

## CROISSANCE DU PROTONÉMA DANS LES CONDITIONS STANDARD

Ces conditions sont telles que les facteurs dirigés présentent pratiquement une symétrie d'ordre infini par rapport à la verticale passant par la spore : la disposition de la lumière a été discutée au chapitre traitant des méthodes de culture. La surface gélosée est horizontale, circulaire, et la spore est placée approximativement au centre.

Cette dernière précaution semble inutile dans les petites boîtes standard de 6 cm de diamètre, pour autant que les parois ne gênent pas l'extension des filaments. En effet, lorsque la spore est semée en position assez excentrique, le protonéma prend la même forme que si elle est semée au centre. C'est pourquoi, dans certaines expériences évoquées au cours des chapitres suivants, j'ai parfois semé trois spores dans la même boite.

Par contre, dans quelques cultures effectuées en boîtes de 9 cm de diamètre, j'ai constaté une dissymétrie des protonémas en rapport avec leur position (pl. XVI, fig. 6) ; les filaments radiaux dirigés vers les parois de la boîte les plus proches croissaient plus que ceux qui se dirigeaient vers le centre. Je n'ai pas élucidé la raison de ce phénomène qui peut être dû, éventuellement, à des différences d'aération ou d'évaporation, ou encore à des traces de sels libérées par le verre des boîtes.

De toute façon, dans les conditions standard, l'extension bien circulaire du protonéma, chez certaines races, témoigne d'une isotropie initiale suffisante du plan de culture.

Les expériences qui suivent ont été faites sur les milieux A et B avec la souche SF qui a un protonéma de forme bien régulière.

### 1. — Croissance et morphologie d'ensemble du protonéma.

Le protonéma devient visible à l'œil nu le 5e jour. Il apparaît vers le 4e jour comme une tache circulaire verte. A la loupe, on distingue les stolons qui croissent radialement et qui, vers la périphérie, ne sont pas encore masqués par l'entrecroisement des rameaux.

La partie aérienne du protonéma atteindra seulement une hauteur de l'ordre du ½ millimètre, et la partie enfoncée dans le substrat atteindra à la longue le fond de la boîte de Pétri.

A l'intérieur de la gélose, on trouve des filaments plongeant obliquement, qui ont même aspect et même comportement que les filaments rampants. D'après les conventions que j'ai adoptées, ils doivent être appelés stolons et non rhizoïdes.

Au cours de la croissance, la tache compacte centrale s'étend et la zone périphérique, où les stolons et leurs rameaux ne recouvrent pas toute la gélose, forme une frange de plus en plus large. Ainsi, sur milieu A, cette zone passera par exemple de 1 mm le 7e jour à 2 mm le 13e et 8 mm le 22e. De la sorte, le protonéma acquiert une forme rayonnante perceptible à l'œil nu.

Source MNHN, Paris

Sur le milieu B, le protonéma se révèle bientôt un peu plus maigre que sur A, c'est-à-dire moins riche en ramifications ; mais il s'étend plus vite. Les stolons sont plus écartés les uns des autres à la périphérie, et brunissent nettement dans le protonema âgé nû, de plus, ils s'associent parfois en cordons de 2 à 4 unités accolées.

Entre le 12e et le 15e jour, les protonémas, au lieu de garder leur symetrie radiale, prennent une *forme spiralée*, rappelant une nébuleuse-spirale ou une roue à aubes. En effet, les stolons qui jusque-là poussaient en direction radiale ou présentaient de légères incurvations dans un sens quelconque, se courbent maintenant dans un même sens. Sur le milieu A (pl. XII, fig. 9), où l'aspect spiralé se manifeste un peu plus tôt, les stolons tournent dans le sens des aiguilles d'une montre (sens dextre), et sur le milieu B (pl. VII, fig. 3) ils tournent dans le sens inverse (sens sénestre).

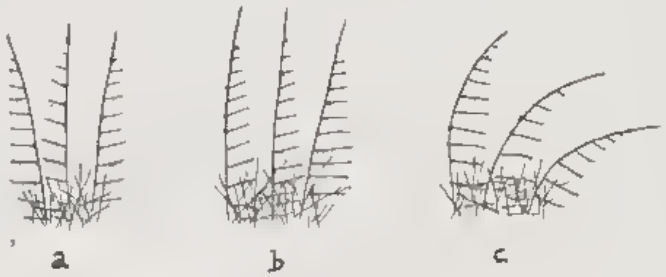



Fig. 19. — Disposition des rameaux et courbure des stolons. Explications dans le texte.

La disposition des rameaux est souvent, elle aussi, affectée par cette structure spiralée :

Auparavant, les stolons présentaient parfois une allure pectinée, c'est-à-dire qu'ils portaient des rameaux rampants allongés parallèlement d'un seul côté ; mais ce côté était quelconque (fig. 19, *a*).

Après apparition de la courbure, les rameaux ont tendance à se former seulement du côté concave (*c*). Parfois même, sans que la courbure se soit encore manifestée, les rameaux des différents stolons sont déjà disposés d'un même côté (*b*). Cet aspect n'est cependant pas constamment réalisé et, dans certains cas, on ne peut mettre en rapport le sens de la spiralisation et la disposition des rameaux.

Le phénomène de spiralisation est très constant quant au sens. Il est moins constant quant à son intensité. Dans certaines expériences, il a été très marqué. Dans d'autres, il a été si discret qu'il aurait facilement pu passer inaperçu. On le retrouvera, avec différentes modalités, dans d'autres conditions expérimentales. Étant donné son importance, un chapitre lui sera consacré à la fin de ce travail.

Outre la différence d'extension en surface, constatée d'abord à l'avantage du milieu B, il se manifeste bientôt d'importantes différences de comportement entre les deux sortes de cultures.

*Sur B.* *La croissance se maintient à une vitesse élevée*, et, au bout de 25 jours, les grands stolons touchent les parois latérales de la boîte de Pétri. Le protonéma produit peu de cellules propagatrices, et les pro-

Source MNHN, Paris

duit tardivement. Il reste longtemps vivant, même dans la partie centrale qui est parfois encore bien verte au bout de 30 jours.

*Sur A. — La vitesse de croissance fléchit à partir du* 14e *ou* 15e *jour.* Dans certaines séries de cultures il se produit, de plus, un affaissement des rameaux dressés de la région centrale, qui se traduit par l'apparition d'un cercle plus clair. Les filaments de cette zone sont vivants mais prostrés et parfois englobés dans un film liquide. Le phénomène a quelque analogie avec ce qui se produit chez les Champignons filamenteux en voie d'auto-intoxication (*staling*).

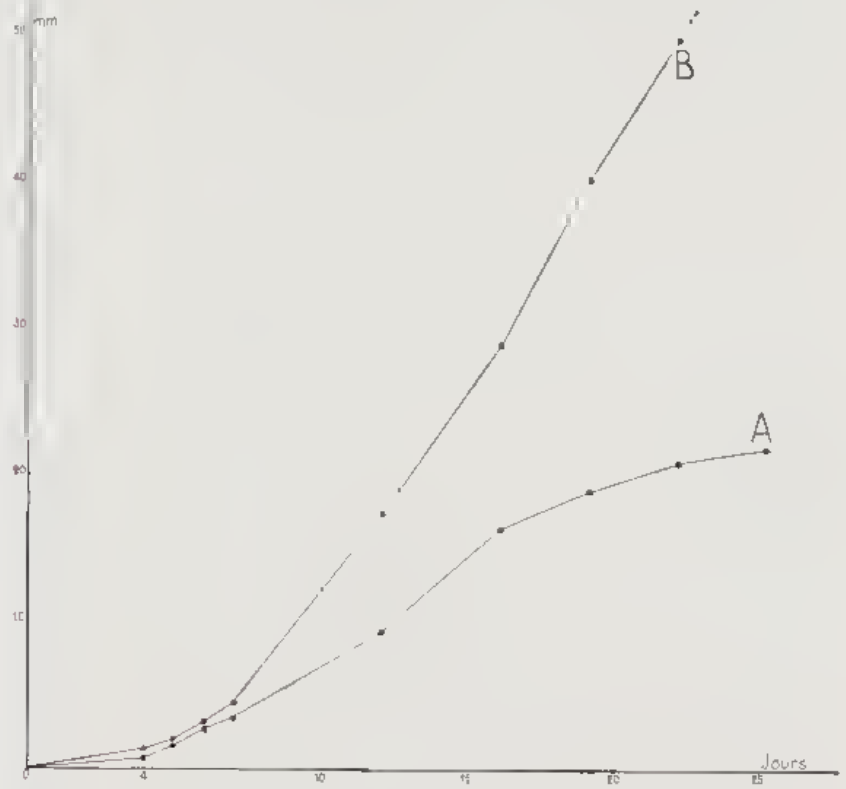



Fig. 20. — Croissance diamétrale moyenne du protonéma sur milieu A et B.

Vers le 20e jour, le protonéma commence à pâlir et prend un aspect poussiéreux. On constate alors, à l'examen microscopique, la transformation des filaments aériens cylindriques en chapelets de cellules propagatrices globuleuses et la mort partielle du protonéma. La mort complète survient au bout de 25 à 30 jours. Seuls les bourgeons formés restent vivants dans la culture.

L'effet toxique du milieu A est corrélatif d'un abaissement progressif du pH qui atteint à la fin 1,6, abaissement dû à la consommation préférentielle de l'ion $NH^{4+}$ dans la molécule $NO3\ NH^4$. On reviendra sur le rôle de ce sel au chapitre XIII.

Le graphique, fig. 20, montre avec plus de précision les caractères de la croissance diamétrale moyenne d'une série de protonémas (10 environ).

Source MNHN, Paris

Les trois premières mesures, effectuées à la loupe binoculaire, représentent la plus grande dimension des jeunes protonèmas qui ont encore une forme irrégulière. Le reste a été établi d'après le tableau 1 du chapitre X, les diamètres étant mesurés à la loupe ordinaire, jusqu'à l'extrémité des plus longs filaments.

Le milieu A détermine une courbe en S.

Au contraire, avec B la courbe ne s'infléchit pas et montre qu'à la phase accélérée du début succède une phase de croissance linéaire rapide et durable. Les mesures n'ont pas été poursuivies au delà de 22 jours car la croissance superficielle est limitée par les dimensions de la boîte. Mais d'autres cultures monospores effectuées sur des boîtes de 9 cm de diamètre ont montré que l'extension du protonèma se poursuit lorsqu'il dispose d'une surface libre plus grande.

A partir du moment où la forme spiralée s'est bien établie, l'aspect du protonèma ne change plus ; il reste géométriquement semblable à lui-même.

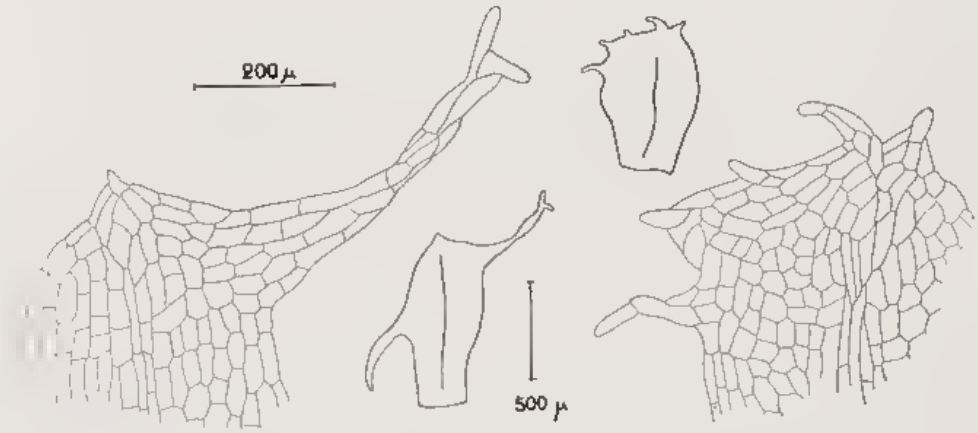



Fig. 21. — Feuilles aberrantes produites sur le milieu A.

## 2. — Apparition et disposition des bourgeons.

*Les bourgeons commencent à apparaître vers le* 15e *jour.* Ils se forment un peu plus tôt sur le milieu B où, dans certains cas, les premiers ont été visibles à la loupe au bout de 13 jours. Sur A, dans quelques rares cas, un ou deux bourgeons ont été vus au bout de 14 jours. En moyenne on peut compter qu'il en existe, sur quelques-uns des protonèmas d'une culture, le 15e jour sur B et le 17e jour sur A.

Le nombre de bourgeons formés augmente vite sur le milieu B ; leur développement est également rapide et ils donnent en quelques jours de petites plantes feuillées à feuilles normales.

*Sur A*, le nombre des bourgeons augmente, mais beaucoup moins. De plus, ils se développent mal : leur croissance est lente et *leurs feuilles sont monstrueuses.*

Le bord de celles-ci est hérissé de pointes semblables à la pointe normale de la feuille ou formées de cellules plus allongées (fig. 21). D'autres

Source MNHN, Paris

pointes, en forme de doigts de gant, peuvent également prendre naissance sur la surface même de la lame foliaire. Les cellules, fortement turgescentes, sont un peu bombées. En aucun cas je n'ai vu de division de la nervure.

Ce n'est pas la première fois que l'on signale une telle anomalie : SERVETTAZ (1913) a observé la même chose dans des cultures effectuées sur milieu de Marchal imbibant une plaque de porcelaine poreuse, et il en attribue l'effet à la qualité physique du support. Mais ce n'est probablement pas exact, et j'ai d'ailleurs retrouvé des feuilles aberrantes dans des cultures de Funaires effectuées sur Marchal gélosé. Il est possible que la présence de nitrate d'ammonium dans le milieu de Marchal et dans le milieu A soit responsable de l'anomalie.

Dans de toutes autres conditions, VON WETTSTEIN (1924) a observé aussi des feuilles à pointes multiples chez des races polyploïdes de *Funaria hygrometrica*. Dans ce cas, l'anomalie est due à des causes internes, en l'espèce à un déséquilibre cellulaire.

Il arrive aussi que, sur des milieux favorables, les feuilles juvéniles — les premières feuilles formées par le bourgeon — présentent parfois plusieurs pointes, et j'en ai trouvé dans les cultures sur milieu B ; mais très vite, dans les feuilles suivantes, la forme se régularise.

On doit remarquer que le milieu A commence à devenir moins favorable à la croissance au moment où apparaissent les premiers bourgeons, il a déjà subi une certaine acidification et on ne peut donc pas dire que la composition initiale était forcément défavorable au bourgeonnement. Seule une expérience en milieu renouvelé pourrait décider de la question.

*La disposition des bourgeons est très variable.* Parfois, les premiers apparaissent à une certaine distance du centre ; d'autres fois, ils en sont très proches. Lorsqu'on examine un protonéma âgé de 20 à 25 jours, et portant un assez grand nombre de bourgeons, on peut souvent en distinguer trois groupes, surtout sur le milieu B (pl. XII, fig. 7) : quelques bourgeons dans la zone centrale compacte du protonéma, une couronne de bourgeons nombreux situés à peu près à la limite entre la zone compacte et la zone des stolons écartés et enfin des bourgeons plus jeunes répartis sur la longueur de ces stolons. La couronne de bourgeons correspond au « rond de sorcière » que BOPP a obtenu régulièrement dans ses cultures de Funaires sur milieu de Knop. Mais dans mes expériences la répartition est plus variable et elle est même parfois tout à fait désordonnée (pl. VII, fig. 3).

Nous verrons les rapports des bourgeons avec les filaments après avoir étudié la morphologie de ces derniers.

### 3. — Comportement et morphologie des stolons.

Parmi les différentes catégories de filaments, ce sont les stolons qu'il est le plus intéressant d'étudier. Leur comportement règle l'extension du protonéma, non seulement en surface mais aussi en profondeur, car la partie enfoncée dans la gélose est constituée bien plus par des stolons plongeant obliquement (et par leurs rameaux) que par de simples rhizoïdes portés par les stolons rampants.

Ils ont donc le rôle biologique important d'occuper le terrain et de mettre la plante en contact avec du milieu neuf.

Source MNHN, Paris

En outre, ils sont susceptibles de modifications importantes pour l'ontogénèse et leur examen est nécessaire, pendant les deux premières semaines de la croissance, pour discerner si oui ou non il existe deux phases successives bien tranchées dans le développement du protonéma avant l'apparition des bourgeons.

Je n'insisterai pas sur la structure cytologique des stolons, déjà bien connue, et je considérerai seulement les caractères directement liés à l'évolution du protonéma.

Sur l'un ou l'autre des milieux employés, les spores germent au bout de 22 à 24 heures environ, c'est-à-dire un peu plus tard que si l'on opère par ensemencement massif. Elles présentent le cas habituel décrit pour *Funaria* : apparition du rhizoïde puis du chloronéma.

Le premier s'enfonce et son trajet est sinueux. Très vite, il devient peu visible et pourrait passer inaperçu si l'on n'observait que des germinations un peu plus âgées (de 2 jours par exemple).

En effet, la spore émet un autre chloronéma, opposé au premier, et ces 2 filaments épais, rampants et vite ramifiés, masquent le rhizoïde.

Il peut arriver que le premier chloronéma soit dressé. Dans ce cas, la spore émet ensuite des filaments rampants. Parfois aussi (surtout sur A), il n'y a pas de rhizoïde et le premier filament formé est un stolon.

D'autres petites variations peuvent encore se produire. Mais, de toute façon, se réalise la même forme du jeune protonéma, qui comprend 2 ou 3 stolons issus directement de la spore.

Le plus âgé d'entre eux, qui est le plus long, apparaît souvent plus mince que les autres à son extrémité, et celle-ci s'appauvrit en chloroplastes. Cette différence est en rapport avec une plus grande vitesse de croissance ; elle s'efface ensuite.

Pendant les premiers jours de sa croissance, le jeune protonéma garde la forme allongée ou triangulaire que lui imposent ses deux ou trois filaments principaux, tandis que ceux-ci donnent naissance à des ramifications rampantes qui se forment de part et d'autre. Cette forme à stolons primitifs prédominants change bientôt pour devenir circulaire.

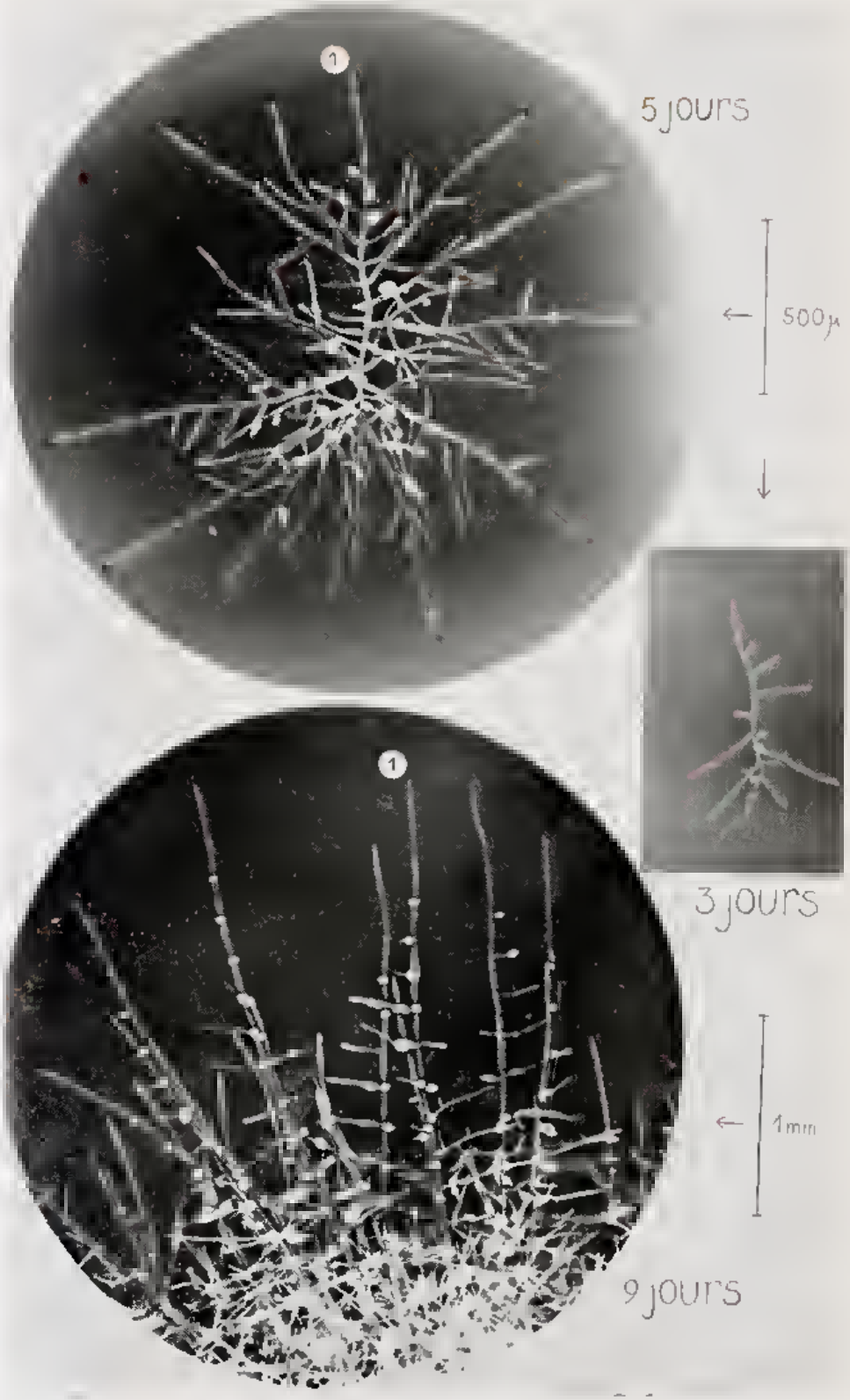
Tandis que les apex de deux stolons donnés s'écartent au cours de leur croissance radiale, l'intervalle qu'ils laissent est occupé par d'autres stolons correspondant à des ramifications d'origine basale, qui bientôt rejoignent pratiquement la périphérie du cercle protonémique. Au bout d'une semaine, on en compte déjà une vingtaine environ, qui présentent exactement le même aspect que les filaments de premier ordre.

Pendant ce temps, les rameaux rampants de divers ordres et les filaments dressés forment une sorte de feutrage dans la région centrale du protonéma.

---

PLANCHE III. — Aspects successifs d'un jeune protonéma cultivé sur milieu A. A 3 jours, la forme est allongée. A 5 jours, elle est devenue circulaire. Les rameaux rampants, qui prédominent, se dirigent d'un côté et de l'autre du stolon qui les porte. A 9 jours, la ramification a changé de caractère : les rameaux dressés (représentés par des points blancs) naissent en premier. Les rameaux rampants ont déjà une disposition régulièrement pectinée. Le stolon principal (le 1er formé) est marqué 1. On voit qu'au bout de 9 jours, son extrémité est toujours sur le front d'avancée du protonéma.

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

Par des photographies quotidiennes, on peut identifier un stolon donné et en suivre la partie distale, accessible à l'observation, aussi longtemps qu'il est nécessaire.

Au cours des deux ou trois semaines pendant lesquelles j'ai suivi la croissance de stolons déterminés, j'ai pu constater qu'*une fois sur le front d'avancée du protonéma, un filament y reste définitivement*, à moins d'accidents assez rares.

Ainsi, les stolons principaux continuent de croître comme les stolons radiaires d'ordre supérieur et, s'il existe deux formes successives (chloronéma et caulonéma) dans l'évolution du protonéma, il ne s'agit pas de filaments différents : le caulonéma ne naît pas sur le chloronéma, mais c'est le chloronéma, y compris les premiers stolons issus de la spore, qui se transforme en caulonéma.

Il est bon d'observer ce qui se passe dans les cultures sur milieu B où le caulonéma est très caractérisé et se manifeste indubitablement, même à l'œil nu, dans les protonémas âgés. Toutefois, l'évolution sur le milieu A se montre exactement la même dans la phase de croissance accélérée, et les photographies de la planche V, qui représentent la partie subapicale d'un même filament à des âges différents compris entre 4 et 9 jours, se rapportent à une culture sur milieu A. Elles illustrent aussi bien, pour son début, la description de l'évolution sur milieu B.

Lorsque, dans un protonéma touffu, on ne distingue bien que les 10 ou 12 dernières cellules d'un stolon, on ne peut reconnaître s'il est devenu du caulonéma qu'à un petit nombre de particularités. C'est en effet plus en arrière que débute le brunissement de la membrane et l'aspect hétérotriche du filament et de ses rameaux, propres au caulonéma.

Pour les stades assez jeunes (11 – 16 jours) où la densité du protonéma est gênante, on sera donc surtout renseigné par la concentration apicale des plastes, l'appauvrissement en chlorophylle des cellules subapicales, l'obliquité des cloisons transversales et la disposition régulière des rameaux.

On a vu que l'*extrémité d'un stolon*, très tôt après la germination, peut s'appauvrir en chlorophylle. Cette raréfaction n'est toutefois pas accompagnée de la disposition polarisée des plastes décrite dans le type caulonéma. D'autre part elle n'est pas obligatoire. C'est plus tard que, dans tous les cas, le nombre et la taille des plastes diminuent dans les jeunes cellules, ce qui revient à dire que leur vitesse de multiplication et de croissance n'augmente pas proportionnellement à la vitesse d'élongation du filament. La concentration des petits plastes vers le sommet de la cellule apicale se réalise peu à peu, et cela contribue encore, lors d'un cloisonnement, à appauvrir la cellule subapicale détachée. Plus loin en arrière, les cellules plus âgées ont eu le temps de s'enrichir en substance plastidiale, mais comme la vitesse de croissance du filament augmente progressivement, progressivement aussi la zone pauvre en plastes s'étend. Dans un protonéma de 1 mm de diamètre, âgé d'environ une semaine, on peut considérer que la disposition du contenu cellulaire et celle du caulonéma (cf. pl. IV, fig. 1).

*Les cloisons transversales*, d'abord toutes perpendiculaires à l'axe du stolon, sont ensuite tantôt droites, tantôt plus ou moins obliques (20 – 25e cellule) puis à peu près régulièrement obliques (30e cellule et au delà). Les rangs de cellules mentionnés ici n'ont pas une valeur absolue

Source MNHN, Paris

et il s'agit seulement d'un exemple. Ce qui est toujours vrai, c'est l'apparition très progressive du caractère d'obliquité des cloisons, tant par sa fréquence que par le degré d'inclinaison.

*L'élargissement des filaments* est aussi tout à fait progressif lorsqu'on envisage, à partir de la pointe, les cellules d'un rang donné dans des filaments d'âges différents. Par exemple, la 12e cellule après l'apicale aura 15 μ de diamètre dans un jeune chloronéma, 20 μ dans un caulonéma déjà bien différencié de 15 jours, plus de 30 μ dans les grands stolons âgés.

*Les modalités de la ramification* sont assez difficiles à définir. A la base des stolons de 1er ordre, non loin de la spore (pl. III et pl. IV, fig. 1) chaque cellule des filaments principaux porte 0, 1 ou 2 rameaux ; le plus souvent 2 sur milieu A et 1 sur milieu B. Il s'agit de rameaux qui peuvent naître à un niveau quelconque de la cellule-mère mais plutôt de sa région apicale, et qui sont dirigés d'un côté ou de l'autre du filament, sans régularité. Lorsque l'un des deux rameaux est dressé, il naît de préférence plus tard que le rameau rampant et en arrière de celui-ci. Il se fait peu de rhizoïdes. Assez fréquemment on trouve deux rameaux rampants opposés.

Peu à peu, les rameaux dressés deviennent plus fréquents et ils tendent à apparaître, sur une cellule donnée, avant le filament rampant. On reconnaît ce fait sur les photographies de protonémas (pl. III) où les filaments dressés se voient sous forme de taches rondes. On note également une propension de plus en plus grande à la disposition unilatérale des filaments rampants, donnant aux stolons une allure pectinée. Les rameaux naissent presque exclusivement de la région apicale de la cellule-mère.

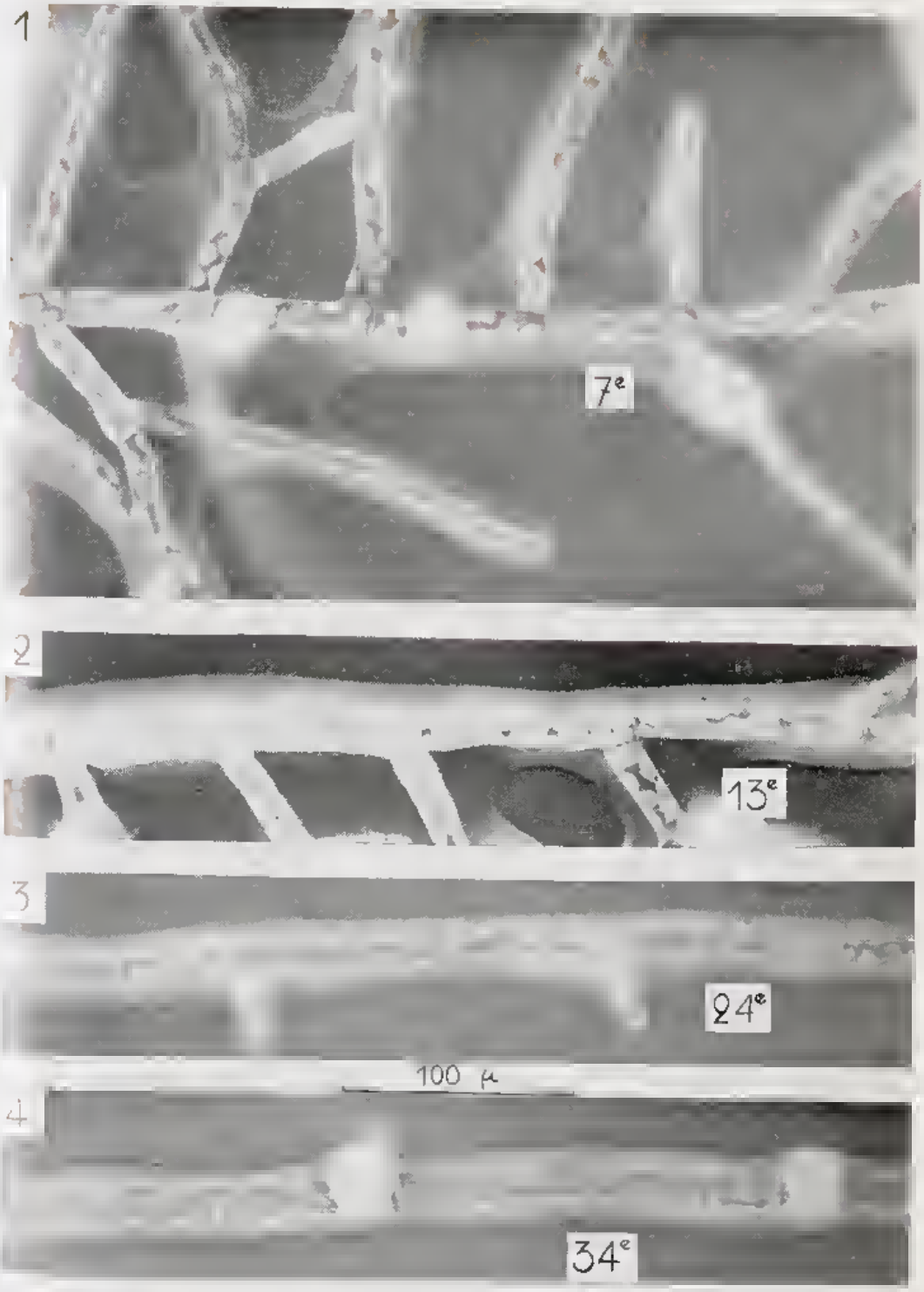
Vers le 14e jour, l'aspect hétérotriche des stolons commence à être perceptible, car ils sont plus dégagés de la masse compacte du protonéma et on en voit une plus grande longueur. La membrane est légèrement brunie, le diamètre est un peu plus grand que celui des rameaux, le contenu cellulaire est très vacuolaire et les plastes sont petits et aciculaires. On constate, en remontant vers la base des filaments, qu'il s'est fait ça et là de nouvelles cloisons transversales.

Pour le milieu B, *l'évolution vers une différenciation plus grande continue après l'apparition des premiers bourgeons.* C'est à la périphérie des vieux protonémas de 25 jours, portant des plantes feuillées avec touffes de

---

PLANCHE IV. — Évolution morphologique d'un même stolon principal au cours de sa croissance. Culture sur milieu A. Souche SF. Le n° d'ordre d'une des cellules est indiqué. La spore est à gauche. — FIG. 1. 4 jours après l'ensemencement. L'apex est à 5 cellules plus loin vers la droite. Type chloronéma, avec rameaux rampants partant d'un côté et de l'autre du stolon. Parfois 2 rameaux opposés. Des rameaux dressés, marqués par une tache blanche, naissent vers le milieu de la cellule-mère. — FIG. 2. 6 jours après l'ensemencement. L'apex est à 8 cellules plus loin. Le stolon est toujours pourvu de nombreux chloroplastes. Les rameaux rampants sont régulièrement issus de la partie apicale de la cellule-mère. Ils sont dirigés d'un seul côté. L'angle de divergence avec le stolon est un peu plus aigu que précédemment. — FIG. 3. 7 jours après l'ensemencement. Le filament a 26 cellules en tout. Il est plus pauvre en chloroplastes, les cloisons transversales sont un peu obliques. — FIG. 4. 8 jours après l'ensemencement. Filament de 36 cellules. Chloroplastes raréfiés. Cloisons obliques. Les premiers rameaux formés sont dressés. Le type caulonéma est réalisé.

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

rhizoïdes secondaires positivement géotropiques, que l'on trouve le caulonéma primaire (toujours diagéotrope) le plus typique. Il porte des rameaux dressés, peu de rameaux rampants et un nombre plus grand de rhizoïdes.

Toutes les combinaisons possibles de rameaux, dont certaines sont représentées fig. 22, se rencontrent le long des cellules successives. Le petit nombre de rameaux rampants entraîne l'amaigrissement périphérique du protonéma qui, sans mourir, abandonne cependant son rôle assimilateur aux gamétophores feuillés qu'il porte.

Pour le milieu A, au contraire, *les conditions défavorables* qui proviennent de sa modification chimique *inhibent la différenciation ultérieure du caulonéma.* Peu à peu, les cellules deviennent plus courtes avec de nombreux plastes arrondis (cf. pl. V, fig. 5). Les cloisons transversales nouvelles sont droites. De plus, il se fait des recloisonnements assez

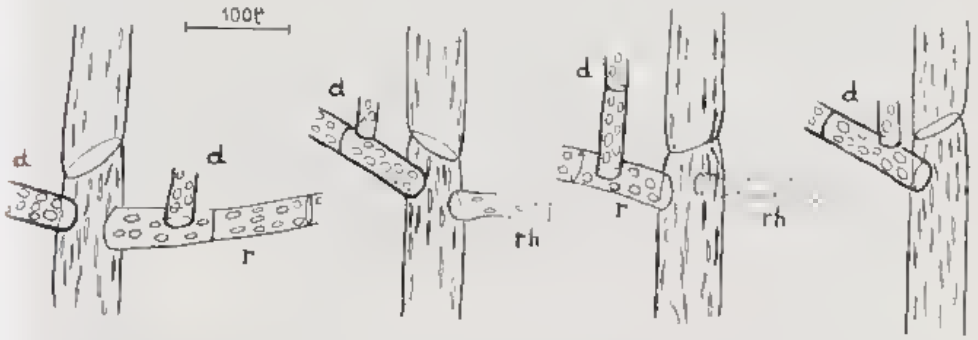



Fig. 22. — Différentes dispositions des rameaux sur le caulonéma, dans un protonéma de 28 jours cultivé sur milieu B. d = rameau dressé ; r = rameau rampant ; rh = rhizoïde. Les parties dressées sont en trait renforcé ; les parties enfoncées dans la gélose en pointillé. Le rhizoïde peut naître à la face supérieure ou inférieure du caulonéma.

nombreux dans les parties plus basales des stolons. Il s'agit en somme d'un retour au type chloronéma. Mais bientôt, l'action du milieu devient manifestement pathologique ; les cellules acquièrent un calibre irrégulier, puis se décolorent et meurent.

Les *bourgeons* naissent presque toujours dans la position décrite par les auteurs comme étant la plus fréquente : à la base d'un rameau dressé issu d'un stolon à caractère caulonématique. Pour les bourgeons qui apparaissent près du point d'ensemencement, à une distance de la spore de l'ordre de 1 mm par exemple, leur origine est souvent analogue, car les stolons de 2e ou 3e ordre peuvent repasser non loin du centre et présenter à ce niveau des caractères de caulonéma. Cependant, on trouve parfois des bourgeons centraux qui naissent sur un chloronema issu lui-même d'un autre chloronéma. On retrouvera des cas semblables dans d'autres conditions de culture et je ne m'y arrêterai pas maintenant.

***

En résumé, on a l'impression, qui était celle des anciens auteurs, d'une *évolution morphologique tout à fait continue des stolons* et *rien ne permet d'établir une séparation entre deux phases du développement.* On

Source MNHN, Paris

peut cependant dire, dans le cas des cultures décrites ci-dessus, qu'au moment où se forment les premiers bourgeons, il existe toujours dans le protonéma des filaments à caractère caulonématique plus ou moins net, et que très tôt (au bout d'une semaine environ) les stolons ont des caractères de caulonéma, quoique peu accentués.

### 4. — Lois de croissance des stolons.

Par le même procédé des photographies quotidiennes, on peut suivre la croissance d'un stolon déterminé. Les mesures sont facilitées par le fait que les stolons rampants n'ont en général pas tendance à plonger ou à se redresser, et qu'il leur arrive même rarement de présenter des sinuosités notables dans le plan horizontal. Je dirai quelques mots du mode d'élongation avant d'aborder l'étude quantitative de la croissance.

1° Mode d'élongation.

Il m'a paru *exclusivement apical*. Je n'ai pas, comme certains auteurs (Oberheidt, Wiesler), observé l'allongement de cellules autres que celle de l'extrémité. On peut repérer une cellule donnée jusqu'à ce qu'elle atteigne environ le rang 10 à partir de l'apex, et on constate qu'elle garde la même longueur. Peut-être une élongation intercalaire a-t-elle lieu plus tardivement, mais ceci encore est douteux, car en écartant les rameaux pour suivre plus longtemps les cellules, je n'ai toujours pas vu de changement dans leurs longueurs.

Si le phénomène de croissance intercalaire a lieu, il doit donc être exceptionnel.

Pour déterminer quelle partie de la membrane s'allonge dans la cellule apicale, je me suis adressé à des stolons primaires à croissance rapide (protonémas de 11 à 18 jours cultivés sur B) et aussi à des filaments de protonéma secondaire issus de feuilles isolées, qui ont une croissance encore plus rapide.

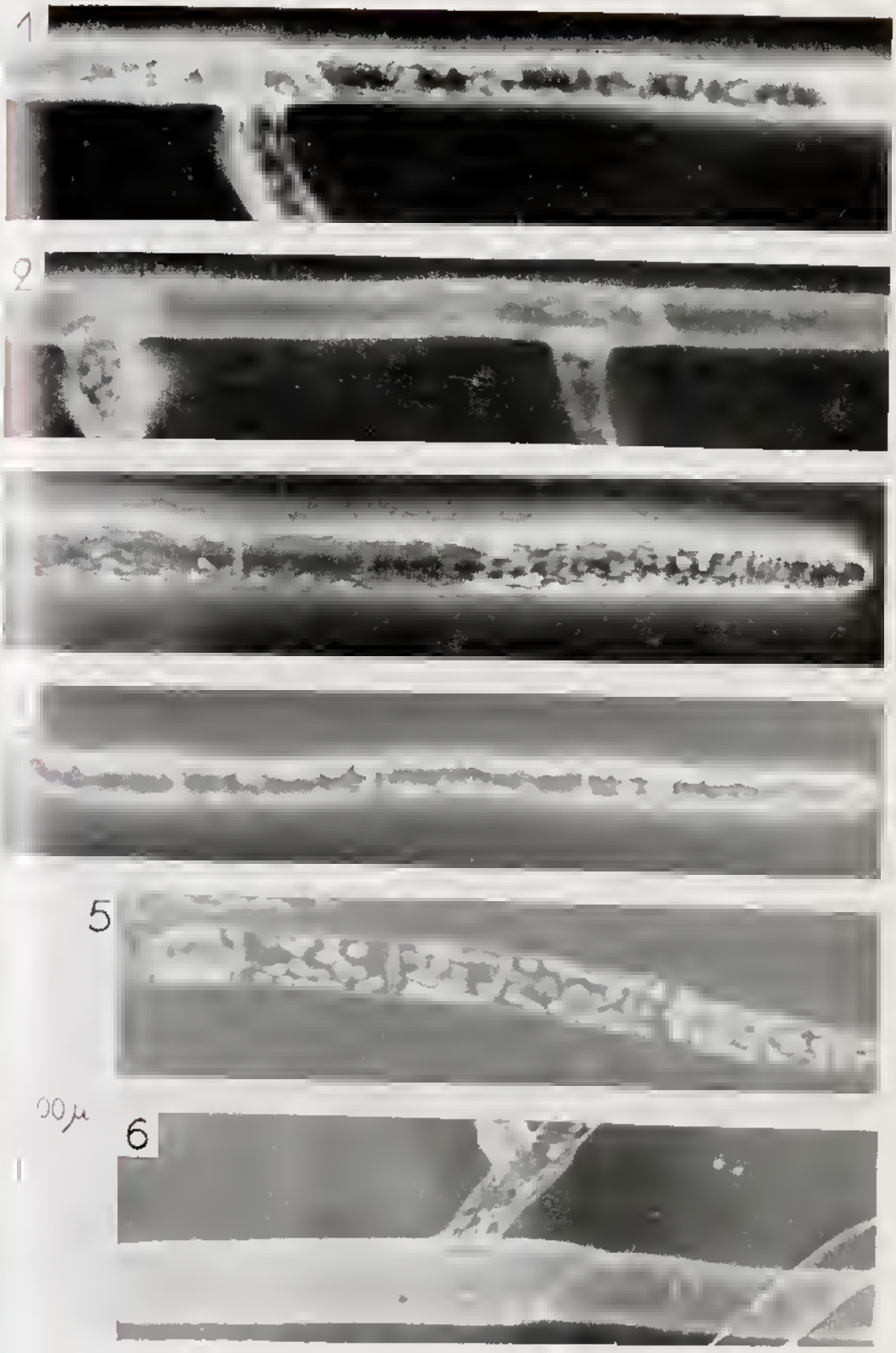
On peut, en frottant un filament avec un cheveu roulé au préalable dans du noir animal, obtenir que des particules se collent le long de la cellule apicale. On ajoute alors un peu de solution nutritive et, avec le cheveu, on imprime au filament quelques petits mouvements pour s'assurer que les particules sont bien solidaires de la membrane cellulaire. Par photographies ou par dessins espacés d'environ 1/2 heure, on contrôle l'écart des particules entre elles, au cours de la croissance.

On voit que les repères ainsi marqués sur la membrane ne s'écartent pas les uns des autres, sauf dans le cas où deux particules se sont collées

---

Planche V. — Morphologie des filaments protonémiques. — Fig. 1 à 3. Type caulonéma dans une culture de 20 jours sur milieu B. : 1. vers la 8e cellule à partir de l'extrémité ; 2. le même filament, vers la 17e cellule ; plastes aciculaires peu visibles ; plastes arrondis dans la cellule basale du rameau ; 3. extrémité de caulonéma. Plastes arrondis, groupés vers la partie apicale des cellules. — Fig. 4. Extrémité de type chloronéma. Rameau rampant issu d'un stolon de type caulonéma. — Fig. 5. Extrémité d'un stolon principal, dans une culture de 20 jours sur milieu A gélosé avec de l'agar impur. Il n'y a pas de caulonema. Les cellules sont courtes, les cloisons droites, les plastes nombreux et lenticulaires. (Ce protonéma porte quelques bourgeons dans sa partie centrale.). — Fig. 6. Filaments de protonéma secondaire. Type caulonéma plus accusé que dans la fig. 2 (calibre plus fort, cloisons plus obliques).

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

sur l'apex même (fig. 23). *C'est donc par la calotte terminale de la cellule apicale que se réalise tout l'accroissement.* Dans cette région extrême, le cytoplasme est granuleux mais ne contient pas de plastes. Un peu au-dessous, il en contient un ou deux, et encore un peu plus en arrière vient l'amas apical renfermant la majorité des plastes (voir pl. XIV, fig. 1).

Une semblable méthode de repérage par poussières a permis de constater le même mode de croissance pour les hyphes de *Peziza* (Reinhardt, 1892).

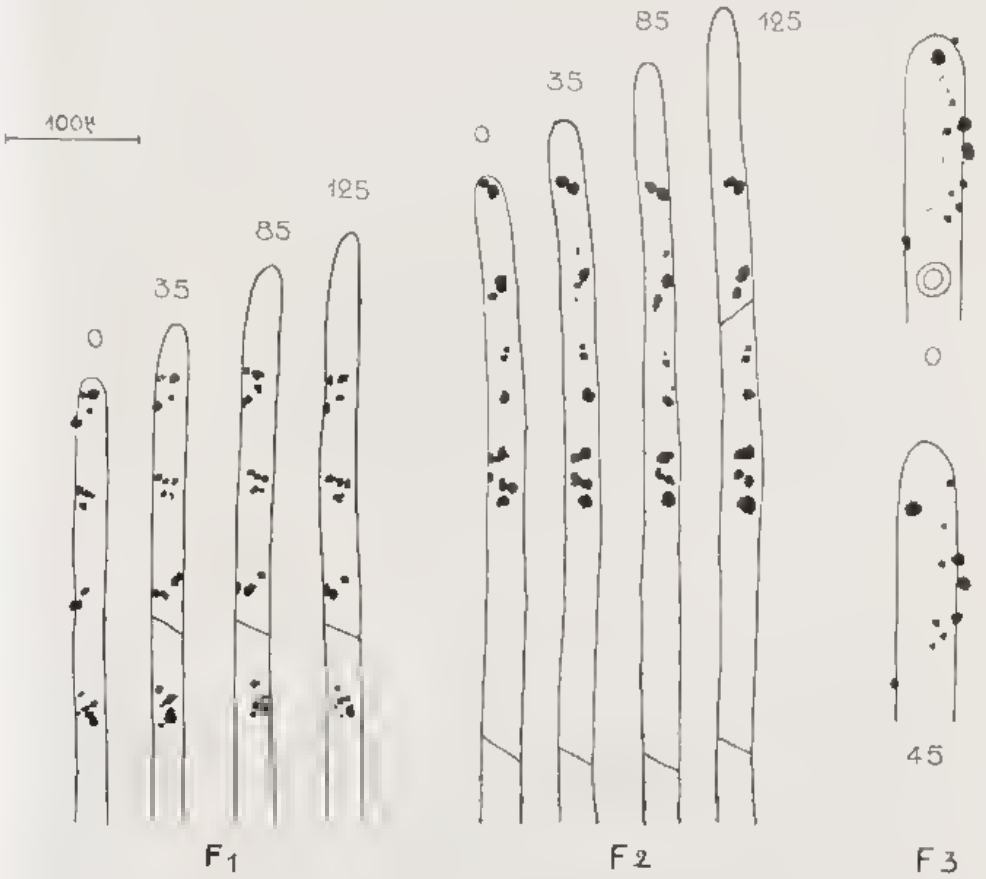



Fig. 23. — Mise en évidence de la croissance apicale dans trois filaments protonémiques âgés de 18 jours et cultivés sur milieu B. Les taches noires représentent les poussières de noir animal collées sur la membrane. Les chiffres marquent, en minutes, le temps écoulé depuis le badigeonnage du filament. Pour les deux filaments $F_1$ et $F_2$, les poussières ne se sont pas déplacées les unes par rapport aux autres. Pour le filament $F_3$ (dessiné à un plus fort grossissement) les deux poussières apicales se sont écartées l'une de l'autre.

### b) Étude quantitative de la croissance.

La fig. 24 représente le passage, pour un protonéma âgé de 3 jours et cultivé sur A, de la forme allongée (en traits renforcés) à la forme circulaire qu'il atteint 2 jours plus tard. La transformation a lieu rapidement parce que les stolons n'inhibent pas la croissance de leurs rameaux et que la vitesse d'allongement de ces derniers devient vite du même ordre de grandeur que celle des stolons principaux, puis la dépasse même légèrement. Une fois l'alignement réalisé sur le cercle périphérique, les extrémités égalisent à peu près leur vitesse de croissance.

Source MNHN, Paris

D'autres organismes filamenteux à croissance apicale se comportent de la même manière et les Champignons offrent des images semblables à celles que présentent les jeunes protonémas (cf. BÜNNING, 1953, p. 279, figure représentant de jeunes mycéliums de *Mucor*).

Des mesures de l'accroissement quotidien des filaments illustrent et précisent ce qui vient d'être dit quant au mode de croissance, et qui est valable pendant la phase accélérée.

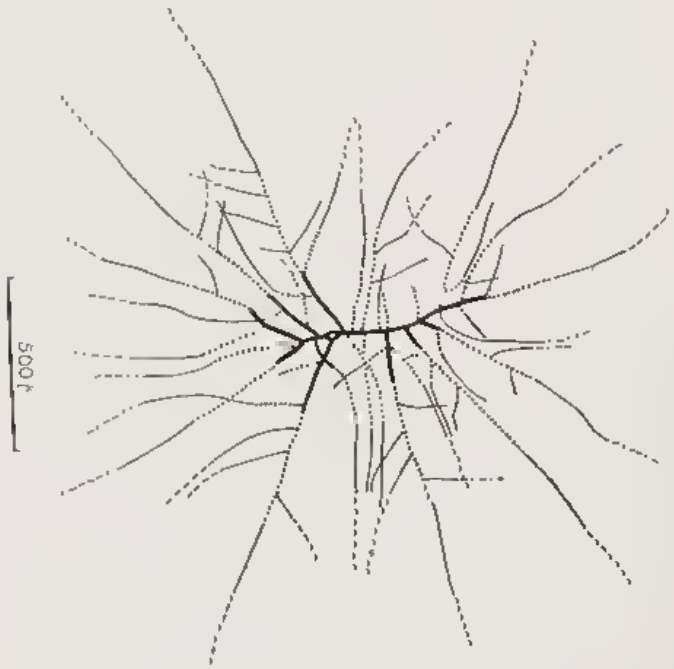



FIG. 24. — Prise progressive de la forme circulaire par un jeune protonéma cultivé sur milieu A. Trait renforcé : protonéma de 3 jours, allongé. Trait pointillé : allongement dans les 24 heures suivantes. Trait continu : allongement dans les 17 heures suivantes. Trait interrompu : allongement dans les 8 heures et 30 minutes suivantes.

Soit, par exemple, un protonéma de 4 jours, en culture sur milieu A ;

Dans les 25 h qui suivent (au cours du 5e jour), on note comme accroissement du stolon principal (le 1er formé à la germination). . . . 570 µ

les rameaux rampants énumérés à partir de l'apex sont passés de

| | | | |
|---|---|---|---|
| * 160 µ | à 560 µ. | Accroissement . . . . . | 400 µ |
| 87,5 µ | à 525 µ. | » | 438 µ |
| 250 µ | à 662 µ. | » | 312 µ |
| 420 µ | à 960 µ. | » | 540 µ |

Dans les 24 h suivantes (au cours du 6e jour), l'accroissement du filament principal est de. . . . . 587 µ

Le rameau * s'est allongé de. . . . . 600 µ

De plus jeunes rameaux, apparus plus en avant et qui n'existaient pas à la fin du 4e jour sont passés de

| | | | |
|---|---|---|---|
| 129 µ | à 575 µ. | Accroissement . . . . . | 446 µ |
| 287 µ | à 820 µ. | » | 533 µ |
| 337 µ | à 1 054 µ. | » | 717 µ |

Source MNHN, Paris

On voit que la croissance est accélérée à la fois pour les stolons principaux et pour les rameaux. Pour ces derniers elle l'est de deux manières :

a) *Elle est accélérée pour un même rameau*, c'est-à-dire que la vitesse d'élongation est d'autant plus grande que le rameau est plus long.

b) *Pour les rameaux successifs, elle est d'emblée d'autant plus rapide que les rameaux apparaissent plus tardivement.*

On voit aussi, d'après les chiffres précédents, que l'accroissement des rameaux âgés est supérieur à celui du stolon porteur et, d'après le tableau 24, que le 2e stolon rattrape vite et peut même dépasser un peu la longueur du 1er.

TABLEAU 24. — Longueur, en μ, des premiers stolons $S_1$ et $S_2$ de jeunes protonémas cultivés sur milieu B. Le stolon marqué * est celui dont les mesures figurent dans le tableau 27.

| N° du protonéma | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| âge | $S_1$ | $S_2$* | $S_1$ | $S_2$ | $S_1$ | $S_2$ | $S_1$ | $S_2$ |
| 31 h | 100 | 40 | 120 | 50 | 70 | 40 | 100 | 50 |
| 47 h | 210 | 160 | 290 | 200 | 220 | 150 | 260 | 200 |
| 78 h | 560 | 410 | 610 | 670 | 500 | 330 | 440 | 550 |
| 97 h 30 | 800 | 865 | 900 | 1 000 | 750 | 710 | 900 | 1 280 |
| 6 jours | | | 1 550 | 1 600 | | | | |

Les deux courbes de croissance $S_1$ et $S_2$ de la fig. 25, a, relatives au protonéma n° 2 de ce tableau ont été tracées en coordonnées semi-logarithmiques. On voit que la fonction Log L = f (t), où L est la longueur du filament à un instant t, n'est pas une droite mais une courbe concave du côté de l'axe des abscisses. Cela signifie que la croissance des jeunes stolons n'est pas exponentielle : le taux de croissance diminue et la vitesse d'élongation n'est pas proportionnelle à la longueur du filament (1).

On pouvait s'attendre à ce résultat, car chaque filament est ramifié et constitue un système complexe. Mais il serait plausible qu'au début de la croissance la somme des élongations de tous les apex soit proportionnelle à la quantité (masse) totale de substance absorbante et élaborante du protonéma. Cette dernière quantité est pratiquement proportionnelle à la longueur totale des filaments, car ils ont à peu près même calibre et sont d'abord à peu près tous en contact avec le substrat.

TABLEAU 25. — Croissance totale du protonéma sur B durant les 5 premiers jours. Les chiffres représentent la somme des longueurs de tous les filaments, en μ.

| âge : | 30 h 30 | 48 h | 57 h 30 | 74 h | 95 h | 119 h |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Protonémas | | | | | | |
| $P_1$ | 48 | 340 | 640 | 1 590 | 5 100 | 17 700 |
| $P_2$ | 60 | 400 | 720 | 2 100 | 6 660 | 21 200 |

(1) On a en effet pour une loi exponentielle :

$$L = e^{kt} \text{ ou } \text{Log } L = kt$$

et en différenciant, $\frac{dL}{L} = k\,dt$ ou $\frac{dL}{dt} = k\,L$



Source MNHN, Paris

En mesurant sur photographie, avec un curvimètre, la longueur totale des deux protonémas cultivés sur B, on obtient les données du tableau 25 et les courbes fig. 25, b, en coordonnées semi-logarithmiques. Et, en fait, celles-ci sont très sensiblement rectilignes, sauf dans la phase initiale de croissance où certains facteurs spéciaux peuvent jouer, telles par exemple les réserves contenues dans la spore.

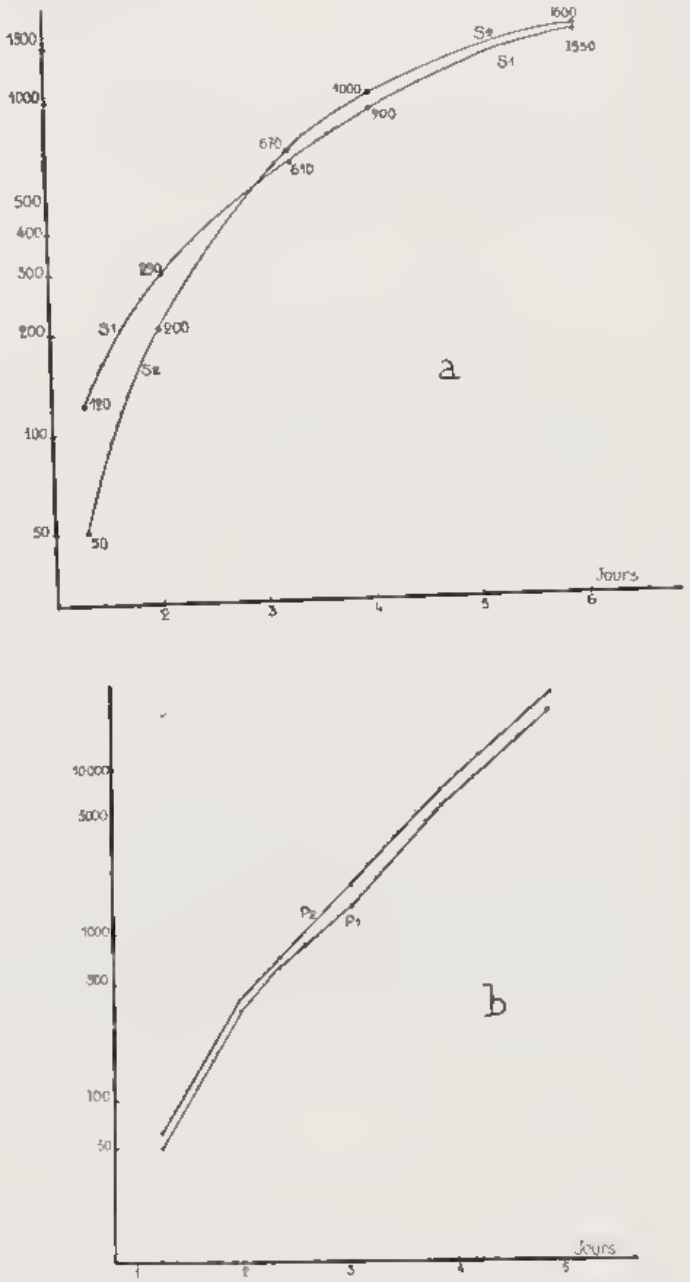



FIG. 25. — Courbes de croissance de jeunes protonémas, en coordonnées semi-logarithmiques. Les ordonnées représentent les logarithmes des longueurs et les chiffres indiqués représentent les longueurs elles-mêmes, en μ. En abscisse : l'âge, en jours. a : Croissance des 2 stolons principaux (protonéma n° 2 du tableau 24). b : Croissance totale de l'ensemble des filaments (protonémas du tableau 25).

Source MNHN, Paris

On ne peut dire combien de temps dure cette phase exponentielle, car les mesures deviennent vite impossibles à cause du grand nombre de filaments dressés.

Une analyse similaire de la croissance a été faite par Smith (1924) pour des jeunes mycéliums de *Botrytis cinerea* et les mêmes lois formelles sont valables :

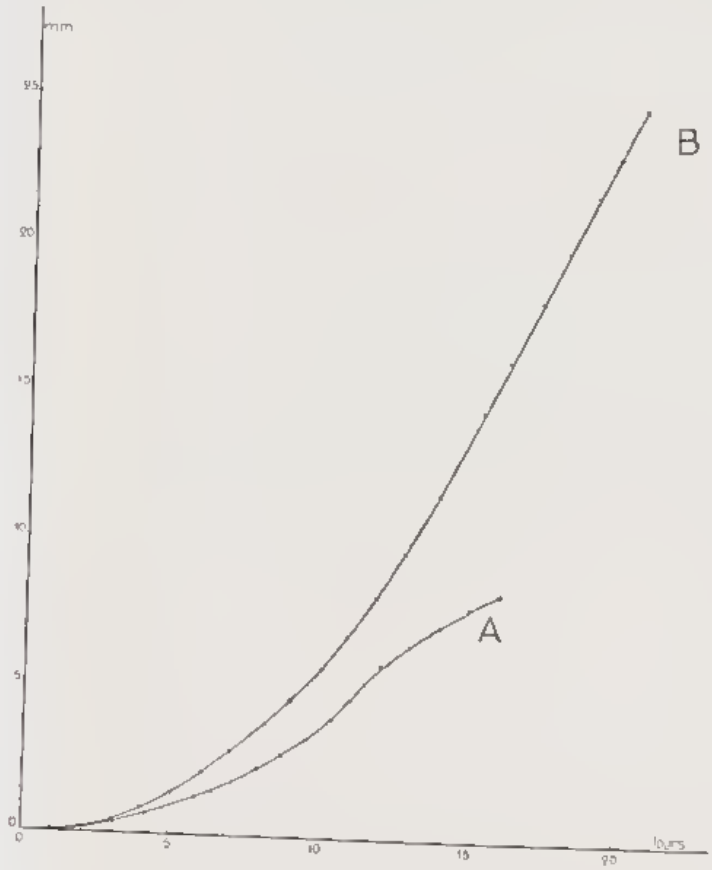



Fig. 26. — Croissance en longueur d'un stolon principal sur milieux A et B (données des tableaux 26 et 27).

D'après l'auteur, « Dans les premières heures de son développement, le rameau s'allonge moins que la branche-mère. Mais si on compare la vitesse d'une branche de longueur donnée avec la vitesse qu'avait l'hyphe-mère lorsqu'elle était de cette même longueur, on trouve que dans 70 % des cas le rameau va plus vite que le parent. »

Dans un jeune mycélium et pour une hyphe donnée, on ne trouve pas non plus de phase de croissance exponentielle, mais celle-ci existe pour la somme des croissances de toutes les hyphes. Pourtant, aussi comparables que soient, du point de vue géométrique, les croissances du protonéma et du mycélium, il y a de grosses différences physiologiques : les hyphes dressées qui apparaissent un peu plus tard, vivent entièrement aux dépens de la partie substratique absorbante et doivent fatalement contribuer à faire baisser le taux de la croissance globale. Tandis que le protonéma, s'il est tributaire du milieu pour les substances minérales, en est indépendant pour la nutrition carbonée et l'on ne peut dire si

Source MNHN, Paris

les filaments aériens, très verts, freinent ou excitent la croissance. De plus, le jeu des corrélations entre rameaux et stolons, laisant intervenir sans doute des mécanismes hormonaux, doit être plus complexe et il faudrait se garder de formuler des hypothèses trop simplistes.

On sait qu'un stolon dont l'apex est situé sur le contour du protonema s'y maintient ultérieurement. La croissance radiale d'ensemble du protonéma doit donc coincider presque exactement avec la croissance individuelle des stolons, au moins tant que la courbure de ceux-ci n'est pas trop accentuée. Mais les mesures du diamètre dont il a été question au début de ce chapitre sont moins précises que les mesures sur photographies. C'est pourquoi il était utile de continuer à appliquer la deuxième méthode jusqu'au moment où se forment les bourgeons, afin de déceler éventuellement un court arrêt de l'élongation qui aurait pu passer inaperçu.

Deux séries de mesures effectuées respectivement sur milieu A et sur milieu B et portant respectivement sur deux et trois semaines sont consignées dans les tableaux 26 et 27. La longueur moyenne des trois cellules situées derrière l'apicale à un moment donné a également été notée. On en tire deux sortes de constatations :

a) *Il n'y a aucun arrêt ni aucune discontinuité dans la croissance*, ainsi que le montrent les courbes, fig. 26. Rien de nouveau n'apparaît par rapport à ce que nous ont appris les mesures moyennes de diamètre des protonémas. Il n'y a aucun palier, même court, correspondant à celui que Sironval a observé pour les protonémas cultivés sur milieu de Marchal, et il s'agit sûrement, dans ce cas, d'un phénomène purement accidentel.

b) *La longueur des cellules est d'autant plus grande qu'elles sont plus jeunes*, c'est-à-dire plus éloignées de la spore. Le graphique fig. 27 est établi d'après d'autres mesures individuelles de cellules faites le long d'un même filament, pour le milieu A. La longueur est donnée en fonction du numéro d'ordre de chaque cellule compté à partir de la spore.

*Cette règle s'applique pendant toute la phase accélérée de la croissance.* Sur B, les cellules conservent ensuite une taille maximum (310-360 μ) et sur A elles diminuent de longueur (jusqu'à 60-80 μ).

D'après le tableau 27, on trouve, pour le milieu B, des rapports entre vitesse d'élongation et longueur cellulaire tels qu'*entre le 5e et le 21e jour il se forme de 4 à 6 cellules par jour*. Auparavant, il s'en forme un plus petit nombre. Si l'on admet que la croissance quotidienne est régulière (ce qui sera justifié plus loin), cela signifie que le rythme des mitoses change peu au cours de la phase de croissance rapide : il est de : *une mitose toutes les 4 à 6 h*. Des mesures plus tardives sur protonémas âgés de 1 mois ont donné des valeurs comprises entre 5 h 30 et 6 h 30, ce qui correspond au fait que la croissance est encore approximativement linéaire et que la longueur moyenne des cellules varie peu.

Sur le milieu A, dans la période de croissance la plus rapide, on atteint aussi les mêmes valeurs pour le nombre des mitoses journalières. Mais le rythme des divisions ne se maintient pas. On observe un ralentissement plus ou moins précoce en rapport avec les modifications défavorables du milieu. C'est ce que montre le tableau 26. Dans certains cas, toutefois, l'intervalle entre 2 mitoses reste plus longtemps compris entre 4 et 6 h.

Source MNHN, Paris

TABLEAU 26. — Croissance d'un stolon principal (le premier formé à la germination) dans un protonéma cultivé sur milieu A.

$\Delta t$ : intervalle de temps séparant une mesure de la précédente. L : longueur totale du filament en mm. $\Delta L$ : accroissement, en microns, du filament pendant $\Delta t$.

$\frac{\Delta L}{\Delta t}$ : vitesse horaire d'allongement du filament. l : longueur moyenne des 3 ou 4 cellules subapicales. M : intervalle de temps moyen séparant deux divisions cellulaires.

| Jour | Date* heure | $\Delta t$ heures | L mm | $\Delta L$ $\mu$ | $\frac{\Delta L}{\Delta t}$ $\mu$/h | l $\mu$ | M h |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 19 | 0 | | | | | |
| 3 | 19 | 72 | 0,5 | 500 | | 65 | |
| 4 | 19 | 24 | 0,75 | 250 | 10 | 80 | 8 |
| 5 | 12 | 17 | 0,99 | 240 | 14 | 100 | 7 |
| 5 | 20.30 | 8.30 | 1,12 | 130 | 15,5 | 105 | 6.30 |
| 6 | 10 | 13.30 | 1,44 | 320 | 24 | 130 | 5.30 |
| 6 | 20 | 10 | 1,70 | 260 | 26 | 155 | 6 |
| 7 | 12 | 16 | 2,29 | 590 | 37 | 170 | 4.40 |
| 7 | 20.30 | 8.30 | 2,59 | 305 | 37 | 195 | 5.30 |
| 8 | 20.15 | 14.30 | 3,24 | 650 | 45,5 | 230 | 5 |
| 9 | 18.15 | 15 | 3,86 | 620 | 41,5 | 280 | 6.50 |
| 10 | 16.15 | 22 | 4,54 | 680 | 31 | 265 | 8.30 |
| 11 | 16.15 | 24 | 5,24 | 700 | 29,5 | 250 | 8.30 |
| 12 | 16.15 | 24 | 5,99 | 750 | 31 | 220 | 7.10 |
| 13 | 15 | 23 | 6,66 | 670 | 29 | 200 | 6.50 |
| 14 | 18 | 26 | 7,37 | 710 | 27 | 200 | 7.20 |
| 15 | 19 | 25 | 7,95 | 580 | 23 | 180 | 7.50 |
| 16 | 17.30 | 22.30 | 8,41 | 460 | 20,5 | 160 | 7.50 |

(*) Le jour de l'ensemencement est daté 0, mais c'est l'heure réelle d'observation qui est indiquée, afin de montrer que la vitesse de croissance est la même le jour et la nuit.

TABLEAU 27. — Mêmes données que dans le tableau précédent, pour un stolon principal (2e formé à la germination) de protonéma cultivé sur milieu B.

| Jour | Age heure | $\Delta t$ heures | L mm | $\Delta L$ $\mu$ | $\frac{\Delta L}{\Delta t}$ $\mu$/h | l $\mu$ | M h |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 12.30 | 0 | | | | | |
| 1 | 19.30 | 31 | 0,04 | 40 | | | |
| 2 | 10.45 | 15.15 | 0,16 | 120 | 8 | 80 | 10 |
| 3 | 18 | 31.15 | 0,41 | 250 | 8,5 | 85 | 10.10 |
| 4 | 14 | 20 | 0,86 | 455 | 23 | 120 | 5.20 |
| 5 | 13 | 23 | 1,45 | 585 | 25,5 | 138 | 5.20 |
| 6 | 12.30 | 23.30 | 2,11 | 660 | 28 | 140 | 4.50 |
| 7 | 13 | 24.30 | 2,83 | 720 | 29,5 | 158 | 5.20 |
| 8 | 20 | 31 | 3,81 | 980 | 31,5 | 225 | 7 |
| 9 | 18.15 | 22.15 | 4,65 | 840 | 39 | 200 | 5 |
| 10 | 18.30 | 24.15 | 5,75 | 1 100 | 46 | 245 | 5.20 |
| 11 | 13.30 | 19 | 6,80 | 1 050 | 55 | 250 | 4.30 |
| 12 | 13 | 23.30 | 8,23 | 1 450 | 61,5 | 280 | 4,50 |
| 13 | 10 | 21 | 9,63 | 1 400 | 66,5 | 320 | 4.50 |
| 14 | 14 | 28 | 11,58 | 1 950 | 69,5 | 310 | 4.20 |
| 15 | 20 | 30 | 14,63 | 3 050 | 101,5 | 340 | 3.20 |
| 16 | 19.30 | 23,30 | 16,23 | 1 600 | 68,5 | 350 | 5 |
| 17 | 18 | 22.30 | 18,03 | 1 800 | 66 | 360 | 5.20 |
| 18 | 18 | 24 | 19,98 | 1 950 | 81,5 | 340 | 4.10 |
| 19 | 21 | 27 | 21,98 | 2 000 | 74 | 330 | 4.20 |
| 20 | 20 | 23 | 23,28 | 1 300 | 56,5 | 350 | 6 |
| 21 | 18 | 22 | 24,83 | 1 550 | 70 | 320 | 6.40 |

Source MNHN, Paris

la chute de vitesse d'élongation étant plus ou moins compensée par la diminution concomitante de la longueur cellulaire.

Au cours d'expériences faites dans d'autres conditions de milieu, j'ai mesuré de temps en temps l'accroissement d'un filament au cours d'une journée, et la longueur des cellules formées. Dans l'ensemble, pour les milieux favorables, j'ai trouvé pour l'intervalle de temps moyen séparant deux mitoses des chiffres variant entre 1 et 7 h.

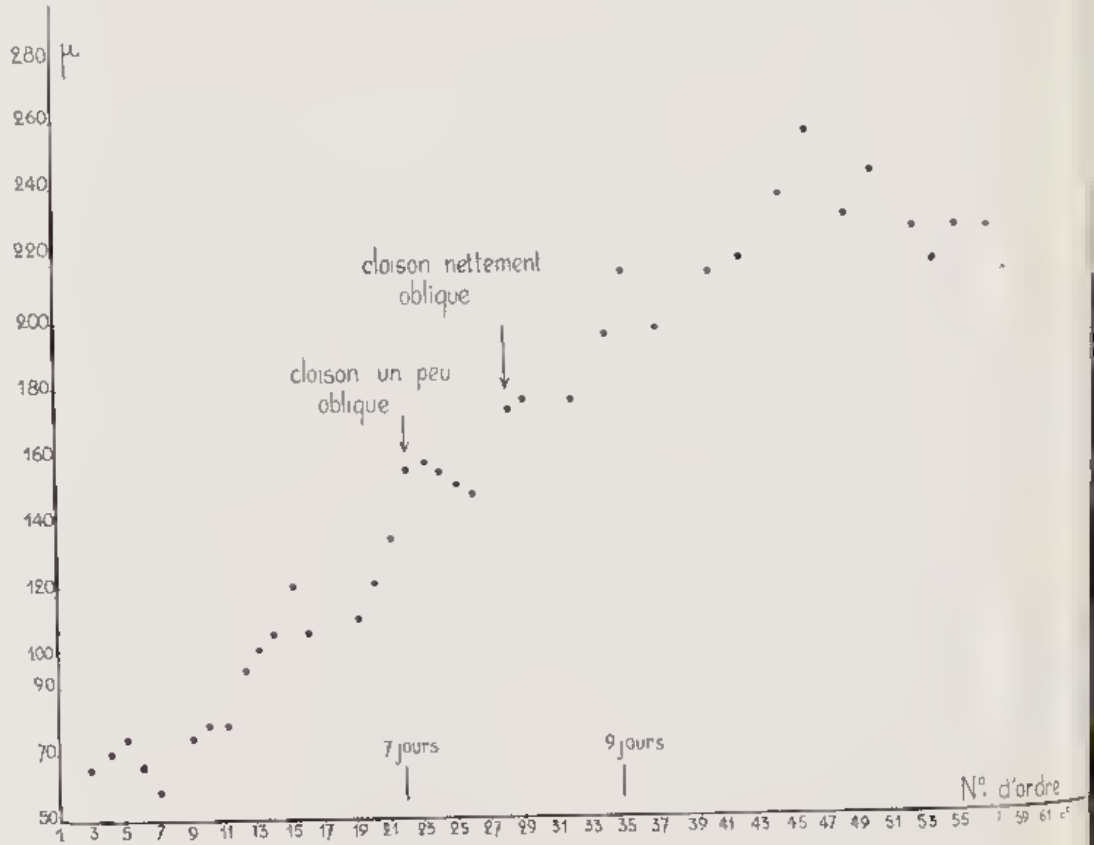



Fig. 27. — Variation de la longueur des cellules avec la distance à la spore. Culture sur milieu A. En abscisses, le numéro d'ordre des cellules, compté à partir de la spore.

### 5. — Élongation des stolons à l'échelle horaire. Division cellulaire.

Étant donné que les cultures sont effectuées à la lumière continue depuis la germination, il est à prévoir qu'elles ne présenteront aucun rythme diurne de croissance, tel que celui qui existe dans les cultures effectuées à la lumière du jour (Woesler). Et en effet, lors des mesures bi-quotidiennes de l'élongation des stolons, l'une faite le matin, l'autre le soir, j'ai toujours trouvé que la croissance pendant la nuit concordait avec celle de la journée.

Mais il se pourrait encore qu'il existe un rythme d'origine endogène, assez court pour passer inaperçu lorsque les mesures ne sont faites qu'une

Source MNHN, Paris

ou deux fois par jour. C'est pourquoi j'ai suivi la croissance des stolons en les examinant au microscope à des intervalles de temps beaucoup plus rapprochés.

Pour ce faire, j'ai utilisé des protonemas âgés cultivés sur B, donc ayant une croissance rapide.

Un protonéma avec une couche de gélose attenante, est transporté sur une lame évidée (chambre à huile de DE FONBRUNE) ; il est recouvert de liquide B amené à la température de 24°, puis d'une lamelle. Le chariot du microscope est réglé une fois pour toutes sur la région à observer, de façon que la lame soit automatiquement remise à la même place lors de chaque mesure. Entre les mesures, la préparation est laissée en conditions standard, dans une boîte de Pétri, sur du papier filtre humide. Les courtes périodes de mesures pendant lesquelles le protonéma est éclairé un peu violemment par en dessous ne semblent pas perturber la croissance.

TABLEAU 28. — Croissance à l'échelle horaire d'un stolon appartenant à un protonéma de 18 jours cultivé sur milieu B. Observations faites entre 12 h 30 et 22 h.

t : temps compté à partir de la 1re mesure.
Δt : temps écoulé depuis l'observation précédente.
L : longueur de la cellule apicale. ΔL : accroissement de longueur depuis l'observation précédente. $\frac{\Delta L}{\Delta t}$ : vitesse d'allongement à l'heure. D : distance du centre du noyau à l'apex.
Les traits représentés dans la colonne L indiquent qu'une nouvelle cloison est visible.

| t | Δt | L μ | ΔL μ | $\frac{\Delta L}{\Delta t}$ μ/h | D μ |
|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 0 | 336 | 0 | | 125 |
| 3 h 5 | 3 h 5 | 494 | 158 | 51 | |
| 4 h 10 | 1 h 5 | 560 | 66 | 60 | 114 |
| 4 h 46 | 0 h 36 | 604 | 44 | 73 | 136 |
| 5 h 30 | 0 h 44 | 280 | 24 | 33 | 120 |
| 6 h 15 | 0 h 45 | 528 | 48 | 60 | 126 |
| 6 h 45 | 0 h 30 | 358 | 30 | 60 | 126 |
| 7 h 37 | 0 h 52 | 420 | 62 | 70 | 134 |
| 7 h 56 | 0 h 19 | 432 | 12 | 38 | 143 |
| 8 h 21 | 0 h 25 | 452 | 20 | 48 | 154 |
| 8 h 33 | 0 h 12 | 468 | 16 | 80 | 150 |
| 8 h 49 | 0 h 16 | 178 | 12 | 42 | 132 |
| 9 h 12 | 0 h 23 | 194 | 16 | 42 | 126 |
| 9 h 33 | 0 h 21 | 214 | 20 | 57 | 120 |

Le tableau 28 et la courbe correspondante (fig. 28) montrent, pour une expérience, *que dans son ensemble la croissance est linéaire* pendant la journée.

On trouve que *les mitoses sont à peu près régulièrement espacées et se succèdent bien réellement toutes les quatre ou cinq heures.*

Le noyau se situe derrière l'apex à une distance à peu près constante de celui-ci. Il avance donc à la même vitesse que la calotte terminale. Mais on constate, en général, qu'avant la formation d'une nouvelle cloison le noyau ne suit plus le mouvement et sa distance à l'apex augmente alors temporairement. Dans le tableau 28 ce phénomène est sensible surtout lors de la deuxième division.

Source MNHN, Paris

Dans le détail, j'ai observé assez souvent, mais pas toujours, un fléchissement de la vitesse d'élongation se situant au voisinage de la division cellulaire. La figure 28 montre par exemple une légère rupture de pente avant l'apparition des nouvelles cloisons.

Le même genre d'observations, faites sur des filaments de protonema secondaire issu de feuille, a également montré un ralentissement de croissance en rapport avec la mitose ; il s'agissait de stolons à élongation très rapide, formant une cloison toutes les deux heures environ.

Woesler avait aussi remarqué la faible croissance des filaments pendant que s'accomplit la division cellulaire. Il est possible que ce phénomène soit assez général mais qu'il puisse, par sa brièveté ou son peu d'importance, passer parfois inaperçu.

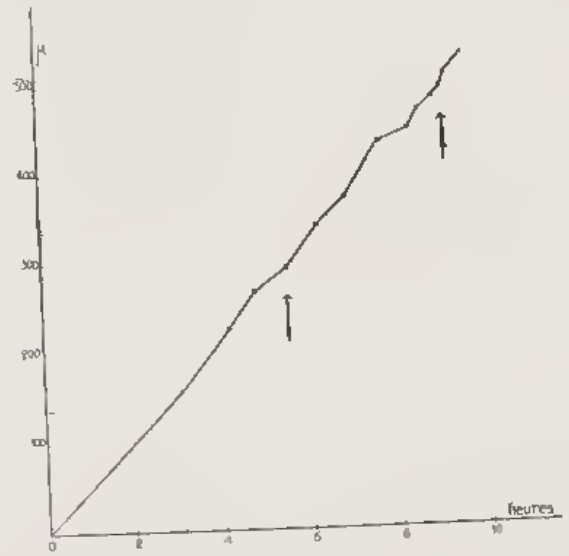



Fig. 28. — Croissance d'un stolon à l'échelle horaire.
Les flèches indiquent le moment où une nouvelle cloison est visible.

*Le déroulement de la division cellulaire elle-même* est en partie observable. Malheureusement, tous les phénomènes prophasiques qui ont lieu à l'intérieur de la membrane nucléaire ne sont pas visibles au microscope ordinaire, non plus que les chromosomes à la métaphase et à l'anaphase.

Mais la grande vitesse de croissance des filaments et le rythme régulier des mitoses permettent de trouver sans difficulté des cellules prêtes à se diviser. La taille atteinte par la cellule apicale (1,5-1,7 fois la longueur des cellules situées derrière elle) et le léger recul du noyau par rapport à l'apex sont des indications qui annoncent une division prochaine ou commencée. D'après la durée que doit avoir la prophase, celle-ci a lieu alors que le noyau cesse de suivre le mouvement de l'apex.

Pendant l'observation, il est nécessaire de laisser la culture sur le microscope et de couvrir le protonéma d'un peu de liquide et d'une lamelle, pour éviter son dessèchement. Il peut arriver que, par suite des conditions différentes et tant soit peu pathologiques, la cellule apicale se déforme et que les cellules détachées deviennent plus courtes (pl. XIV, fig. 1), mais seule l'élongation est affectée et non le processus de division.

Source MNHN, Paris

Le phénomène etant rapide, je donnerai le minutage des observations faites dans un cas, à la temperature ambiante de 20-21° (mais il est possible que l'éclairage du microscope produise un échauffement local du protonéma). Les dessins de la figure 29, effectués sur photographie, illustrent quelques-unes des étapes de la division.

— 19 h 35 (*a*) : le noyau est bien visible et semble légèrement ovoïde.

— De 19 h 35 à 20 h, il y a peu de changement dans la position du noyau par rapport aux parois cellulaires, tandis que la distance à l'apex augmente. Le contour nucléaire est plus ou moins visible suivant la position des chloroplastes, dont les trains circulent lentement dans le cytoplasme superficiel. Mais le nucléole est toujours très distinct.

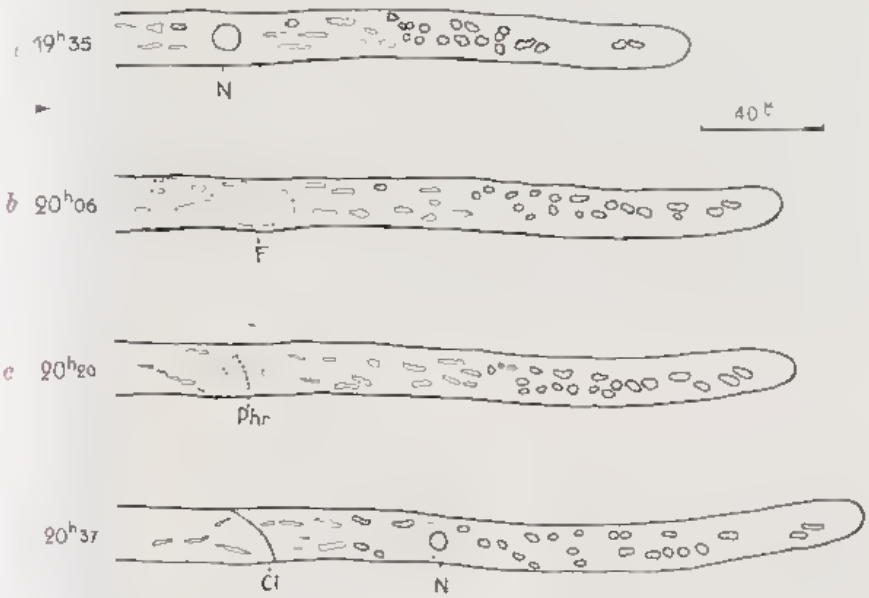



Fig. 29. — Schémas (dessins sur photographies) des états successifs d'un même filament au cours de la mitose. N : noyau, F : fuseau. Phr : phragmoplaste. Cl : cloison.

— 20 h 02 : le noyau est très visible, avec un contour bien circulaire ; il paraît occuper presque toute la largeur de la cellule. Le nucléole est toujours aussi réfringent et distinct.

20 h 05 (*b*) : tout l'appareil nucléaire se modifie brusquement et est remplacé par une masse ellipsoïdale qui paraît homogène dans les conditions d'observation. Il se produit donc un véritable *éclatement du nucléole et de la membrane nucléaire.*

— 20 h 08 : la masse homogène s'est étendue assez rapidement et elle perd sa forme ovale en s'élargissant progressivement. Des trains de chloroplastes recommencent à circuler par dessus en la masquant partiellement.

— 20 h 12 : on ne voit plus ce qui se passe, car l'emplacement du noyau est tout à fait masqué et il ne se distingue pas des autres parties de la cellule.

— 20 h 18 : la masse ovoïde redevient visible. Elle est alors moins allongée, n'occupe pas toute la largeur de la cellule et son axe est légèrement oblique par rapport à l'axe de cette dernière. Elle est barrée en son milieu par une ligne transversale très rectiligne qui doit être la plaque cellulaire de la nouvelle cloison.

— 20 h 20 (*c*) : cette disposition s'accentue. On voit nettement la fibrillation de la masse ovoïde qui est manifestement le phragmoplaste.

Source MNHN, Paris

— 20 h 25 : le *phragmoplaste*, sans changer de hauteur, s'est élargi et touche maintenant les parois longitudinales du filament. En même temps, sa partie centrale *a effectué une lente rotation*, entraînant la partie déjà formée de la plaque cellulaire qui devient ainsi de plus en plus oblique par rapport aux parois longitudinales. Au contraire, les parties plus latérales de la plaque, plus nouvellement formées, sont légèrement incurvées et se raccordent perpendiculairement à la membrane longitudinale.

20 h 30 : les fibrilles du phragmoplaste sont encore plus distinctes.

— 20 h 31 : *le noyau de la nouvelle cellule apicale*, encore peu visible, *se situe à 60 microns du centre de la plaque cellulaire*. Le phragmoplaste se voit un peu moins distinctement car il semble peu à peu envahi par les plastes et les granulations du cytoplasme.

— 20 h 37 (*d*) : le noyau-fils apical se présente à ce même endroit, très visible maintenant et avec son nucléole reconstitué.

— 20 h 40 : on ne voit plus les fibres du phragmoplaste. La nouvelle cloison, bien que complète, apparaît moins nettement.

— 20 h 45 : l'aspect habituel des cellules est reconstitué. La nouvelle cloison est très visible.

Si l'on compare les durées des différentes phases, dans les observations de WOESLER sur *Acaulon* et dans les miennes sur *Funaria*, on voit qu'elles se correspondent, dans une certaine mesure, en valeurs relatives, mais qu'en valeur absolue les divisions observées par WOESLER sont très lentes. Il est probable que cela tient aux conditions générales de ses cultures qui avaient une croissance très lente.

Voici les temps comptés à partir de la rupture du noyau :

| | *Funaria* | *Acaulon* |
|---|---|---|
| Apparition du fuseau (masse ovoïde) | 0 | 0 |
| Apparition du phragmoplaste | 16 min | 30 min |
| Cloison nouvelle complète, noyaux-fils visibles | 29 min | 70 min |
| Nucléole visible | 35 min | 130 min |

En comparant avec les résultats obtenus par les auteurs sur les points végétatifs des gamétophores de Mousses et concernant du matériel fixé, on a l'impression que le déroulement de la mitose est exactement le même dans le protonéma et dans la tige. Mais, dans la tige, il est bien entendu impossible de suivre le phénomène *in vivo*.

Voici les caractères de la division cellulaire tels qu'ils ressortent de mes observations et de cette comparaison :

*Le noyau s'immobilise dans la cellule pendant la mitose, tandis que l'apex de la cellule continue de croître.* On le voit en particulier sur les filaments de la figure 29 qui ont été alignés de manière que la cloison précédente, non représentée, soit au même niveau. Le « recul » apparent du noyau, qui se manifeste avant les phénomènes visibles de la division, doit correspondre à la prophase, invisible ici.

*Le nucléole disparaît brusquement, et sensiblement en même temps que disparaît la membrane nucléaire.* Mes observations sont en accord avec celles de HOFER (1929) qui note que le nucléole demeure inchangé même pendant la formation des chromosomes, et qu'il disparaît subitement lors de la dissolution de la membrane nucléaire. HO (1956) par contre, place la disparition du nucléole avant celle de la membrane

Source MNHN, Paris

nucléaire. Mais il distingue une prémétaphase où le nucléole n'existe plus et où le noyau est *allongé*, bien qu'entouré encore de sa membrane. Or on sait que la membrane nucléaire elle-même est bien difficile à distinguer. Et il semble que la brusquerie de l'expansion nucléaire constatée *in vivo* (passage de la forme ronde à la forme ellipsoïde « homogène ») implique la destruction de la membrane.

Bien qu'on ne distingue pas les chromosomes de la masse fusoriale, on peut constater, comme partout ailleurs, que métaphase et anaphase sont très brèves, étant donnée la rapidité d'apparition du phragmoplaste.

*La réorganisation des noyaux-fils est rapide.* Ceci concorde avec les observations *in vivo* de DENING (1929) sur le protonéma de *Buxbaumia*. De plus, *ils s'éloignent très rapidement du fuseau*. Le noyau-fils subapical restera ensuite à la même place, tandis que le noyau-fils apical continuera d'avancer lentement.

Au début, et jusqu'à son maximum d'allongement, *le fuseau est d'abord dans l'axe de la cellule*. Dès l'apparition d'un début de plaque cellulaire (peut-être au moment où les noyaux-fils se libèrent du fuseau ?) *le fuseau* (devenu le phragmoplaste) *tourne progressivement. La jeune cloison devient donc oblique tandis que ses bords*, formés sur les parties nouvelles du phragmoplaste déformé, *sont infléchis*. La forme « en semelle de soulier » des cloisons, caractéristique du caulonéma évolué, est donc réalisée d'emblée (pl. XIV, fig. 1).

Il fallait insister sur ce fait car certains auteurs (BECQUEREL, 1906 ; SEVERTTAZ, 1913) ont cru que les cloisons étaient d'abord perpendiculaires à l'axe des cellules, puis devenaient obliques et s'infléchissaient ensuite sous l'influence des tractions exercées par les membranes longitudinales. GIESENHAGEN (1905) avait au contraire soutenu que le fuseau lui-même était oblique dès son apparition : il n'avait pas vu la rotation du phragmoplaste ; non plus d'ailleurs que WOESLER qui s'est adressé à des filaments de type chloronéma, dont les cloisons transversales étaient droites. Cette dernière a cependant dessiné un phragmoplaste oblique, d'après du matériel fixé plus évolué (protonéma de *Leucobryum glaucum*).

L'obliquité de la membrane relève d'un mécanisme intraprotoplasmique mis en jeu au cours de la mitose. Ce qui a lieu pour les protonémas n'est pas unique dans le règne végétal et l'on trouvera, dans le traité de Cytologie de KÜSTER (1950) d'autres exemples de rotation des protoplasmes-fils l'un par rapport à l'autre pendant la division cellulaire.

***

En brève conclusion de ce chapitre, disons que la croissance d'un protonéma se caractérise, dans les conditions expérimentales choisies, par sa régularité et sa continuité, même si l'intervalle de temps séparant les mesures s'abaisse jusqu'à devenir de l'ordre d'une heure. La seule exception est la chute éventuelle de l'élongation en rapport avec la mitose. Il y a peu d'irrégularités accidentelles et il n'y a pas de discontinuités significatives pour le développement.

Source MNHN, Paris

## CHAPITRE X

## CHOIX DES CRITÈRES DE CROISSANCE ET DE DÉVELOPPEMENT. LEUR VARIABILITÉ DANS LES CONDITIONS STANDARD

La souche SF, qui vient d'être étudiée, a été employée d'une manière générale dans les expériences ayant trait à l'influence des facteurs externes. Par la régularité de sa forme et la rapidité relative de son extension, le protonéma de cette souche se prête bien aux mesures.

On choisira comme critère de croissance la *mesure du diamètre*, dont on vient de voir l'importance. Elle ne correspond pas à l'évaluation de la tache verte centrale, visible à l'œil nu, mais s'entend jusqu'à l'extrémité des stolons les plus grands. Elle peut être effectuée rapidement (voir chap. I). Mais parfois, le protonéma n'est pas tout a fait circulaire et on doit alors noter comme diamètre la moyenne des valeurs extrêmes mesurées.

Tant que la forme spiralée du protonéma n'est pas très accusée, les valeurs successives du diamètre définissent d'une manière satisfaisante la croissance des stolons.

La largeur de la tache verte continue que forme la partie compacte du protonéma peut être également mesurée. Son rapport au diamètre total donne une assez bonne idée de la densité de la culture. Je l'ai souvent notée dans mes expériences mais ne la ferai pas figurer dans les tableaux afin de ne pas en surcharger les données. Une appréciation grossière de la densité suffisait en effet pour les buts que je me proposais.

La forme d'ensemble du protonéma sera décrite aussi brièvement que possible. Il est plus utile et plus facile d'en donner des photographies. Elle n'est évidemment pas chiffrable et ne peut servir à aucune comparaison quantitative. Mais elle est très sensible à certains caractères du milieu de culture, tout en se reproduisant fidèlement dans des conditions de milieu identiques. Les différences de formes raciales sont également très importantes, ainsi qu'on le verra.

La *formation des bourgeons*, seule étape du développement considérée ici, peut être *a priori* caractérisée de différentes manières : date d'apparition des premiers bourgeons sur une série de cultures ; nombre de protonémas portant des bourgeons ; ou bien nombre moyen de bourgeons par protonéma à un âge donné.

Il faut encore définir la façon de les déceler et de les dénombrer : observation au microscope, à la loupe (× 10 ou × 25) ou à l'œil nu. Le microscope n'est pas pratique pour l'exploration des cultures en cours, et l'observation à l'œil nu convient seulement pour les protonémas âgés. On peut supposer qu'un petit bourgeon décelable à la loupe s'est formé environ 1 jour plus tôt, et s'arrêter à cette méthode pour évaluer la date d'apparition des premiers bourgeons. Les expériences relatées plus loin montreront si des numérations précises de bourgeons présentent ou non un intérêt.

L'identité génétique des spores employées peut faire espérer une grande constance dans les résultats des cultures. Pourtant, toute varia-

Source MNHN, Paris

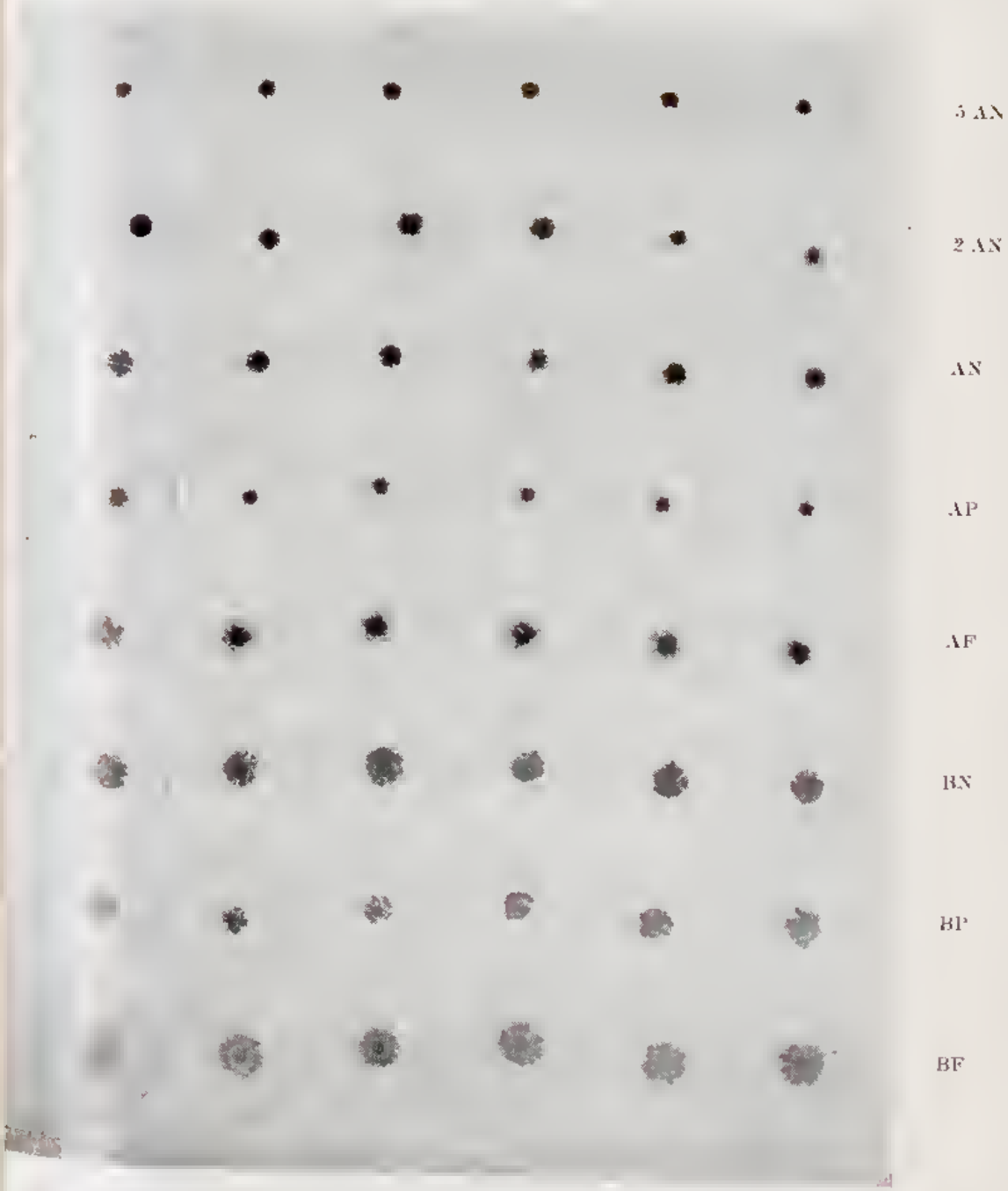



Planche VI. — Ensemble de cultures monospores d'une même expérience âgées de 16 jours et montrant l'homogénéité du comportement des protonémas. Sur chaque ligne horizontale, 6 cultures faites sur un même milieu. De haut en bas : Milieux 5A, 2A et A gélosés au *Noble agar*. Milieux A gélosés au *Purified-agar* et à la gélose en flocons Prolabo qui favorise la croissance. Milieux B gélosés au *Noble-agar*, au *Purified-agar* et à la gélose en flocons.

Source MNHN, Paris

bilité interne ne peut être éliminée. De même que les spores d'une seule capsule ne germent pas toutes en même temps, on doit s'attendre aussi à des fluctuations, pour l'ensemble de la croissance.

On a vu que des différences significatives dans la durée moyenne de germination se manifestent entre les capsules d'une même souche pure. Elles montrent que l'histoire ou l'état particulier de chaque capsule influent sur le comportement germinatif des spores qu'elle contient. Cela ne veut pas forcément dire que les phases ultérieures du développement en sont encore affectées avec la même ampleur. C'est par vérification expérimentale qu'on pourra s'en rendre compte.

Dans une même expérience visant à comparer les actions de plusieurs milieux, j'ai toujours employé comme point de départ des cultures les spores d'une même capsule. Mais, pour les expériences successives, j'ai chaque fois utilisé une capsule différente.

Il était donc nécessaire d'étudier d'abord la variabilité de comportement des protonémas issus des spores d'une seule capsule, afin d'évaluer le nombre de cultures à entreprendre dans chaque série expérimentale. Il fallait ensuite effectuer simultanément des cultures à partir de spores de capsules différentes, pour savoir si la variabilité serait ou non plus grande. Enfin, les résultats d'une même expérience répétée à des époques différentes devaient montrer l'effet des aléas dus aux manipulations et des fluctuations de l'environnement.

### 1. — Variabilité pour un lot provenant d'une même capsule.

94 cultures monospores, provenant des spores d'une même capsule, ont été faites à raison de 47 sur milieu A et 47 sur milieu B.

En tout : 7 spores n'ont pas germé ;
8 cultures ont été contaminées.

D'après l'ensemble des expériences que j'ai réalisées, le nombre de cultures n'ayant rien donné est ici plus fort que la moyenne. Le pourcentage définitif des spores qui germent sur un milieu favorable, comme l'a montré l'étude de la germination, est d'ailleurs supérieur à 95 % dans la majorité des cas. Mais d'autres accidents peuvent se produire, telle une lésion des spores lors de leur ensemencement.

Les différences de forme entre les protonémas de chaque lot ont été négligeables.

Les valeurs extrêmes et les moyennes M des mesures de diamètre sont consignées dans le tableau 29, ainsi que les écarts-types correspondants $\sigma$ (1) et les coefficients de variation $\sigma/M$ (calculés ici en % de la moyenne, soit 100 $\sigma/M$ %).

Les 6 histogrammes de la fig 30 donnent le détail des distributions, avec des classes de 1 mm, pour les protonémas âgés de 12, 15 et 19 jours et cultivés sur A et B. Ces distributions peuvent être considérées comme normales.

*La dispersion est faible* et le coefficient de variation est toujours inférieur à 10 %, et même à 5 % dans le cas du milieu B. Dans l'ensemble, il diminue avec l'augmentation de diamètre des protonémas.

(1) $\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma (x - M)^2}{n - 1}}$, x étant le diamètre mesuré et n le nombre de mesures.

Source MNHN, Paris

Les expériences faites sur d'autres milieux ont montré que la variabilité est en général du même ordre. Lorsqu'elle est nettement plus forte, il s'agit d'un accident ou d'une irrégularité propre aux spores de la capsule employée, plutôt que de l'influence du milieu expérimenté.

TABLEAU 29. — Valeurs caractéristiques de la distribution des mesures de diamètre (en mm) dans un lot de cultures effectuées sur milieux A et B et provenant d'une même capsule.
n : nombre de protonémas mesurés. Valeurs extrêmes du diamètre. M : moyenne. $\sigma$ : écart-type. 100 $\sigma$/M : coefficient de variation en % de la moyenne.

| Milieu | Âge, en jours | n | valeurs extrêmes | | M | $\sigma$ | 100 $\sigma$/M (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A | 12 | 43 | 7 | 10,5 | 9,6 | 0,76 | 8 |
| | 15 | 41 | 14 | 18 | 16,6 | 0,97 | 6 |
| | 19 | 41 | 18 | 23 | 20,9 | 1,1 | 5 |
| | 22 | 40 | 19 | 26 | 22,7 | 1,5 | 6,5 |
| | 25 | 14 | 22 | 27 | 24 | 1,3 | 5 |
| B | 12 | 41 | 16 | 19 | 17,3 | 0,9 | 5 |
| | 15 | 40 | 27 | 32,5 | 29,3 | 1,3 | 4,5 |
| | 19 | 38 | 38 | 42 | 40,4 | 1,0 | 2 |
| | 22 | 16 | 46 | 52 | 50 | 1,5 | 3 |

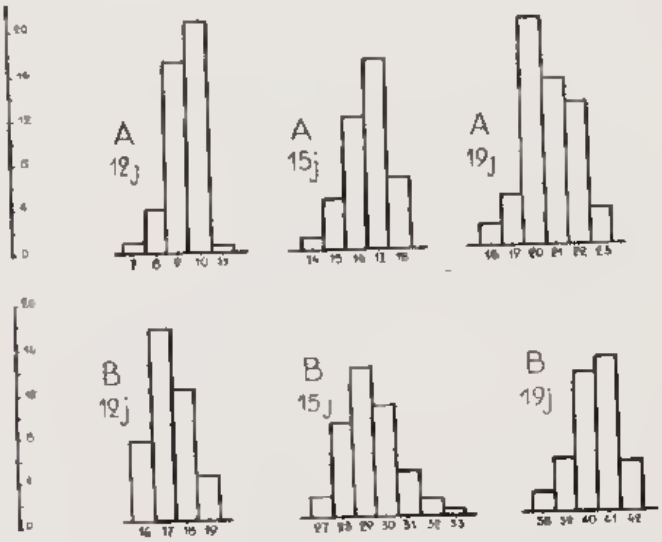



FIG. 30. — Détail de distributions des mesures de diamètre.
Les fréquences sont notées sur les histogrammes.
Explication dans le texte.

Il n'est donc pas nécessaire de faire de nombreuses cultures identiques dans chaque expérience. En utilisant les tables du t de Student-Fisher, on trouve qu'avec un coefficient de variation de 10 %, il suffit de 5 cultures par lot pour que des différences de 15 % entre les moyennes de deux lots soient hautement significatives (coefficient de sécurité de 95 %) (1).

(1) On trouvera une analyse critique plus détaillée de circonstances expérimentales semblables dans la thèse de HELLER (1953).

Source MNHN, Paris

On n'a pas intérêt à augmenter beaucoup le nombre des cultures ; 1° parce que l'imprécision des mesures de diamètre au compas intervient lorsqu'on veut déceler des différences significatives de l'ordre du mm ; 2° parce que, en cas d'accident augmentant la variabilité, il vaut mieux refaire une autre série d'expériences.

En tenant compte des accidents, des échecs, ou des contaminations, j'ai constitué le plus souvent des lots de 6 cultures identiques par expérience.

Bien souvent, entre les valeurs que j'aurai à comparer, les différences sont suffisamment grandes pour que tout calcul statistique soit inutile.

Je mentionnerai seulement à titre d'exemple, le détail d'un calcul dans un cas pouvant paraître douteux. On trouvera dans l'ouvrage de LAMOTTE (1957) une explication simple de ce procédé de comparaison de deux moyennes.

Il s'agit de la croissance diamétrale comparée sur milieu A gélosé soit au *Noble-agar* soit au *Purified-agar*. L'expérience est relatée dans le chapitre X.

Voici le relevé des mesures de diamètre $x_P$ et $x_N$ (en mm) effectuées au bout de 13 jours et leurs moyennes $m_P$ et $m_N$. Il y avait $n = 7$ cultures de chaque sorte.

$x_P$ (Purified) : 6 – 7,5 – 8 – 8 – 8 – 8,5 – 8,5 $\qquad m_P = 7,8$
$x_N$ (Noble) : 9 – 9 – 9 – 9,5 – 9,7 – 10 – 11 $\qquad m_N = 9,6$

Considérons les deux séries de mesures comme faisant partie d'une même distribution normale. On a, comme meilleure estimation de la variance :

$$\sigma^2 = \frac{\Sigma (x_P - m_P)^2 + \Sigma (x_N - m_N)^2}{2n - 2} = \frac{1,13 + 3,22}{12} = 0,637$$

La variance standard de la différence des moyennes est :

$$S_d^2 = \frac{2\sigma^2}{n} = 0,182$$

et l'écart-type : $S_d = 0,426$

La différence entre les moyennes trouvées dans l'expérience est :

$$m_N - m_P = 1,8$$

Calculons t à partir de ces données :

$$t = \frac{m_N - m_P}{S_d} = \frac{1,8}{0,426} = 4,2$$

Or, la table des t donne, pour un coefficient de sécurité de 95 % et 12 degrés de liberté : $t = 2,179$

valeur plus faible que celle qui a été trouvée précédemment. Il s'ensuit que l'ensemble des mesures effectuées n'appartient vraisemblablement pas à une même distribution normale, c'est-à-dire que les différences entre $m_P$ et $m_N$ sont significatives.

***

Revenons maintenant à la présente expérience.

Les premiers bourgeons visibles au grossissement × 25 ont été observés au bout de 15 jours. Sur B, étant donné leur grosseur, on peut supposer que certains s'étaient déjà formés au bout de 14 jours.

Source MNHN, Paris

Le détail des dénombrements est donné dans le tableau 30, qui met en évidence les grosses différences existant entre les effets des milieux A et B. Il montre aussi une grande variabilité dans le comportement des protonémas d'un même lot :

TABLEAU 30. — Formation des bourgeons sur les protonémas provenant des spores d'une même capsule et cultivés sur milieux A et B.

| Age | Nombre de bourgeons × Nombre de protonémas | % de protonémas porteurs de bourgeons | Nombre moyen de bourgeons par protonéma |
|---|---|---|---|
| 15 jours | | | |
| A | 2 × 1 — 1 × 1 — 0 × 41 | 5 | 0,07 |
| B | 4 × 1 — 2 × 2 — 1 × 11<br>0 × 27 | 34 | 0,46 |
| 17 jours | | | |
| A | 3 × 1 — 2 × 1 — 1 × 3<br>0 × 37 | 12 | 0,19 |
| B | 25 × 1 — 20 × 1 — 18 × 1<br>17 × 1 — 16 × 1 — 14 × 1<br>13 × 1 — 12 × 3 — 11 × 3<br>9 × 3 — 8 × 3 — 7 × 3<br>6 × 4 — 5 × 2 — 3 × 5<br>2 × 3 — 1 × 3 — 0 × 1 | 98 | 8 |
| 22 jours | | | |
| A | 17 × 1 — 13 × 2 — 12 × 2<br>10 × 1 — 8 × 2 — 6 × 3<br>5 × 6 — 4 × 5 — 3 × 7<br>2 × 4 — 1 × 4 — 0 × 3 | 92 | 4,8 |
| B | . . . . . | 100 | #50 |

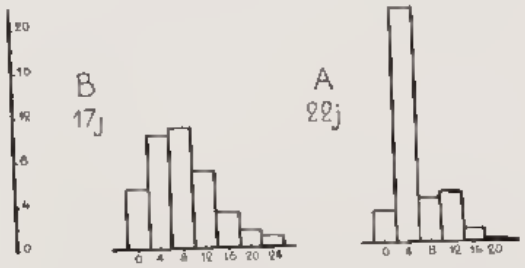



FIG. 31. — Distribution des nombres de bourgeons portés par les protonémas issus des spores d'une même capsule, cultivés sur B et A et âgés respectivement de 17 et 22 jours.

Les bourgeons commencent à apparaître dans chacune des cultures à des dates échelonnées sur environ une semaine.

A un moment donné, le nombre des bourgeons portés par chaque protonéma peut différer de 0 à 17 (sur A au bout de 22 jours) ou de 0 à 25 (sur B au bout de 17 jours). Les histogrammes relatifs à ces deux distributions sont représentés fig. 31.

Étant donné la variabilité, il est illusoire de vouloir quantifier la production des bourgeons avec un petit nombre de cultures par lot et j'ai renoncé à une étude précise qui aurait demandé beaucoup plus de mani-

Source MNHN, Paris

lations. Les chiffres notés dans les chapitres qui suivent sont de simples ications qui comportent un assez gros risque d'erreurs. Cependant, s les résultats d'expériences répétées parlent dans le même sens, on pourra dire que tel milieu semble plus favorable qu'un autre à la formation des bourgeons. Dans certains cas, comme pour la comparaison des milieux A et B, les différences sont évidemment significatives.

Dans la présente expérience, les diverses manières d'évaluer la production des bourgeons sont concordantes. Il n'en est pas toujours de même et l'on verra, par exemple, que sur des milieux pauvres en substances nutritives, les bourgeons apparaissent tôt mais ne deviennent pas très nombreux. Précocité et quantité doivent donc être envisagées l'une et l'autre.

Pour connaître la date exacte d'apparition des premiers bourgeons, il faudrait s'astreindre à une surveillance suivie des protonémas. Il vaut mieux se contenter, pour comparer la précocité, de compter les bourgeons à un moment où ils sont encore très peu nombreux. Je donnerai, par la suite, de simples indications de plus ou de moins, sans faire figurer les numérations elles-mêmes.

C'est le nombre de bourgeons par protonéma que j'ai en général retenu, tout en tenant compte du nombre de protonémas porteurs de bourgeons, lorsque les variations de la première valeur se trouvaient exceptionnellement grandes dans un même lot. Quand les mesures ont été tardives et que certains bourgeons étaient déjà gros, j'ai fait les numérations à très faible grossissement, puisqu'il s'agissait d'établir des comparaisons entre plusieurs lots à un instant donné et non de connaître des valeurs absolues.

### — Variabilité pour des lots provenant de capsules différentes.

La croissance du protonéma sera seule envisagée, et non la production des bourgeons.

2 à 5 spores de 15 capsules différentes ont été ensemencées simultanément sur milieu A, l'effectif total se montant à 17 cultures monospores.

1 culture n'a rien donné ;
1 culture a été contaminée.
Aucune différence de forme n'a été notée.

Dans le tableau 31 sont reportées les mesures individuelles et les moyennes m du diamètre relatives à chaque capsule.

On a comme valeurs caractéristiques, en mm :
Moyenne générale : M = 10,5
Valeurs extrêmes des mesures du diamètre : 6 et 14
Écart-type sur l'ensemble des mesures : $\sigma_M = 1{,}35$
Valeurs extrêmes des moyennes m : 9,5 et 12
Écart-type de la distribution des moyennes : $\sigma_m = 0{,}66$

Le coefficient de variation pour l'ensemble des mesures :

$$\frac{1{,}35}{10{,}5} = 0{,}13$$

est plus fort que dans la 1re expérience. Mais on remarquera qu'il est très augmenté par le comportement des protonémas issus d'une seule capsule, marquée d'une croix dans le tableau.



Source MNHN, Paris

TABLEAU 31. — Diamètres de protonémas âgés de 14 jours et provenant de 15 capsules différentes. Sur chaque ligne horizontale, mesures relatives aux cultures provenant d'une seule capsule et moyenne m du diamètre, en mm.

| Diamètres mesurés | | | | | m |
|---|---|---|---|---|---|
| 10 | 10 | 11,5 | 10 | 10 | 10,3 |
| 11 | 10,5 | 9,5 | 8,5 | 12,5 | 10,4 |
| | 9 | 10 | 9 | 10 | 9,5 |
| | | 9,5 | 12 | 12 | 11,2 |
| | 12 | 9,5 | 11 | 10 | 10,6 |
| | | | 10,5 | 10 | 10,2 |
| | | | 12 | 10 | 12 |

| Diamètres mesurés | | | m |
|---|---|---|---|
| 10 | 11,5 | 11 | 10,8 |
| | 10,5 | 11 | 10,7 |
| | 9,5 | 10,5 | 10 |
| 12 | 10 | 10 | 10,7 |
| + 14 | 10 | 6 | 10 |
| | 11 | 11 | 11 |
| 9 | 12 | 9,5 | 10,1 |
| | 10,5 | 8,5 | 9,5 |

En raison du petit nombre de spores ensemencées, on ne peut décider s'il existe des différences significatives de diamètre moyen entre les lots capsulaires. Il s'agirait en tous cas de différences très faibles et on doit plutôt retenir *la grande homogénéité de croissance des protonémas d'une même souche pure*. Simplement, il se peut qu'on rencontre, ainsi qu'on l'a déjà signalé, un lot capsulaire plus variable.

Par la suite, j'ai automatiquement éliminé des mesures les cultures qui me paraissaient anormales, c'est-à-dire très différentes du reste du lot : il s'agissait toujours de protonémas chétifs, mourant parfois prématurément. Jamais je n'ai rencontré de protonémas exceptionnellement vigoureux comparativement au reste du lot.

Dans quelques cas cependant, les résultats de 6 cultures en conditions supposées identiques se sont révélées anormalement hétérogènes. Mais j'ai pu mettre ce fait en rapport avec un accident de manipulation (mauvaise répartition du milieu dans les boîtes de Pétri et différences de dureté de la gélose).

### 3. Variabilité dans les expériences successives.

Dans ce cas, l'allure des résultats change et la variabilité est beaucoup plus grande. J'entends par là qu'en reproduisant la même expérience à des époques différentes et en comparant les valeurs moyennes du diamètre des protonémas de chaque série à un âge donné, on trouve de plus grandes variations.

Soit par exemple les diamètres moyens de protonémas SF cultivés sur milieu A et âgés de 11 jours. Dans l'ensemble des expériences que j'ai faites, on relève comme valeurs extrêmes : 7 et 14,5 mm. Les autres valeurs fluctuent entre ces limites.

D'après les résultats donnés au paragraphe précédent, il n'est pas question d'incriminer la variabilité inhérente aux capsules employées. D'ailleurs, on constate encore, lorsque les cultures effectuées simultanément proviennent de plusieurs capsules, que tout l'ensemble a une croissance rapide ou une croissance lente, selon le cas.

On ne peut pas non plus attribuer uniquement les variations à des différences dans le mode de préparation du milieu ; car il arrive que des cultures simultanées sont en totalité rapides ou lentes lorsque les milieux nutritifs n'ont pas été tous préparés en même temps.

Source MNHN, Paris

Donc la raison doit être cherchée en partie dans l'insuffisance de la régulation des conditions extérieures et très probablement de la seule température.

Celle-ci ne doit pas avoir exactement la même valeur moyenne (à 1° près, peut être) suivant que le régulateur se déclenche plus ou moins fréquemment. La température influant sur le taux de croissance, il suffit de faibles variations de ce taux pour obtenir des protonémas de diamètre différent à un âge donné.

Rien d'ailleurs n'est changé dans le mode de croissance, si ce n'est l'échelle de temps physiologique. Et ces variations n'ont d'autres inconvénients que de rendre nécessaire, dans toute expérience, une comparaison avec un lot témoin de cultures standard qui doit servir en quelque sorte d'horloge.

Quant à la forme de croissance, elle varie certainement par de petits détails dus encore à des influences externes. Mais sa seule variation importante concerne la courbure des stolons : ainsi que je l'ai mentionné, la forme spiralée est plus ou moins accusée suivant les expériences et il s'agit là encore d'actions du milieu extérieur car différentes souches cultivées en même temps sont affectées de la même manière.

## 4. Expériences complémentaires sur les causes internes de variabilité dans une même souche.

### A. *Spores issues de capsules à D très différentes.*

Les 15 capsules employées dans la seconde expérience avaient été choisies au hasard. J'ai voulu aussi comparer des lots provenant de capsules spécialement choisies pour leur durée de germination différente. Le mieux eût été, dans ce cas, de repiquer individuellement les spores les plus lentes à germer d'une capsule lente et les spores les plus rapides d'une capsule rapide. Mais lorsque j'ai effectué les repiquages, même en prélevant un petit morceau de gélose attenant à la spore ou à la jeune germination, j'ai toujours obtenu une certaine modification de la forme d'ensemble du protonéma. J'ai donc seulement opéré comme d'habitude à partir de spores quelconques prélevées avant la mise à germer.

Deux capsules de la souche ANZ ont été utilisées, se différenciant l'une de l'autre par le comportement de leurs spores à l'obscurité, en présence de glucose. Les durées moyennes de germination étaient respectivement 15 h et 19 h 30 à 25°.

Huit spores de chacune des capsules ont été ensemencées sur le milieu A. Les mesures de diamètre d donnent :

| | 10 *jours* | 12 *jours* | 16 *jours* |
|---|---|---|---|
| Capsule lente | 7,1 | 11,1 | 18,1 |
| Capsule rapide | 8,7 | 12,6 | 20 |

Le petit décalage qui existe entre toutes les mesures ne dépasse pas les fluctuations habituelles des moyennes entre capsules quelconques.

Une autre épreuve avec des capsules SF ayant respectivement pour valeurs de D 19 h 30 et 27 h (cette dernière durée étant exceptionnellement longue) ont donné des écarts du même ordre de grandeur.

Source MNHN, Paris

B) *Spores à des degrés de maturité différents ou conservées depuis plus ou moins longtemps.*

Aucune différence ne peut être constatée dans les caractéristiques de la croissance lorsqu'on s'adresse à des spores provenant de capsules rousses encore gonflées, ou déjà ridées et sèches. Un retard apparaît seulement lorsqu'on s'adresse à des capsules de couleur orangé clair ou jaune-orangé. Parmi les spores suffisamment immatures (exospore assez peu colorée, ensemble des spores non pulvérulent, capsule jaune), certaines meurent dès après la germination ; la plupart donnent des protonémas chélifs qui meurent prématurément.

Les spores mûres provenant d'une même souche se comportent de la même manière, qu'elles soient mises en culture lors de la récolte ou trois ans plus tard. J'ai mentionné, au chapitre V, que des spores $R_0$ récoltées depuis 7 ans et encore vivantes germaient avec un très gros retard, et que les moins retardées parmi les germinations avaient tout de même une vitesse de croissance réduite. Ces cultures ont donné, sur milieu A des bourgeons dans un délai normal de 19 jours.

Dans l'ensemble, pour les spores mûres, le développement et même la croissance sont certainement moins affectés par le vieillissement que la vitesse de germination.

## CHAPITRE XI

## VARIABILITÉ DE FORME ET DE COMPORTEMENT DU PROTONÉMA SUIVANT LES CARACTÈRES GÉNÉTIQUES

Dans presque tous les travaux descriptifs ou expérimentaux, à l'exception des recherches de génétique, *Funaria hygrometrica* a été considéré comme une entité homogène et les résultats obtenus ont été généralisés à l'ensemble de l'espèce.

Du point de vue physiologique, on a très peu de données sur l'importance de la diversité raciale chez cette Mousse. En comparant deux souches, l'une venant de Fribourg et l'autre de Bonn, FITTING (1950) a observé que les protonémas appartenant à la première souche supportaient plus mal l'acidité et semblaient avoir besoin d'une plus grande quantité de lumière. D'autre part, VON WETTSTEIN (1924) a mis en évidence un couple de caractère allélomorphes, « *retardata* » et « *accelerata* », qui définit également une différence raciale d'ordre physiologique, portant sur la rapidité du cycle évolutif de la plante.

Pour ce qui est de la morphologie raciale, les études de VON WETTSTEIN, bien qu'importantes et celles de VAARAMA (1955) se sont cantonnées aux caractères du gamétophore et du sporogone, et rien n'a été dit sur le protonéma.

Jusqu'ici, nous avions constaté l'uniformité de la croissance et la constance de la forme chez les protonémas *d'une même souche pure*. Nous envisagerons maintenant l'ampleur de leurs variations *dans l'ensemble des lots naturels* que j'ai réunis, *et des différentes souches* que j'ai constituées.

Source MNHN, Paris

Bien entendu, on ne peut prétendre dénombrer toutes les différences qui existent entre plusieurs souches données ; il faudrait pour cela les soumettre à un nombre illimité d'épreuves.

C'est ce qu'ont exprimé R. CHODAT (1926) et F. CHODAT (1926) en examinant, à propos des Chlorophycées, s'il existe dans la nature des lignées pures identiques. « On peut », dit R. CHODAT, « en partant de milieux naturels différents, obtenir plusieurs lignées pures qui, biométriquement et physiologiquement, nous paraissent identiques par rapport à des caractères arbitrairement choisis ». Et F. CHODAT complète ainsi la pensée de R. CHODAT : « il oppose aux potentialités manifestées par les organismes leurs possibilités cryptomères, dont la manifestation, si nous pouvions la susciter, grandirait encore le nombre des lignées pures ».

Mon intention ayant été, en premier lieu, de mettre en garde contre des résultats généralisés trop vite à l'ensemble de l'espèce, je n'ai pas cherché à multiplier le nombre des épreuves. Je me suis contentée de cultiver des souches systématiquement sur les milieux A et B qui, on l'a vu, suscitent des aspects bien différents de la même souche SF. J'ai choisi également un test de résistance physiologique ; le comportement vis-à-vis d'une faible concentration saline (c'est-à-dire la capacité de croître en milieu pauvre), en cultivant les protonémas sur les milieux A et B dilués 10 fois.

Voulons au préalable que *les différences observées entre les protonémas de diverses origines sont bien de nature génétique.*

Lorsqu'on s'adresse à des lots de spores récoltées dans la nature en des lieux différents, on voit que la forme des protonémas cultivés *in vitro* sur un même milieu et dans les mêmes conditions diffère parfois d'une manière très sensible d'un lot à l'autre. En revanche, pour les spores d'un même lot on observe en général une assez grande constance de forme des protonémas. La vitesse de croissance et la vigueur sont parfois plus variables, mais parfois aussi elles ont le même degré d'uniformité que dans la souche SF. Pour le lot $BI_0$ cependant, la population s'est révélée hétérogène. Les spores provenant de capsules différentes et parfois celles d'une même capsule se comportent différemment.

La même question se pose, qui a déjà été soulevée à propos de la vitesse de germination : dans quelle mesure les différences constatées entre les lots naturels peuvent-elles résulter des conditions particulières dans lesquelles les Funaires ont formé et mûri leurs spores ? Des cultures monospores de ces Funaires sauvages, faites *in vitro*, puis transférées en pots et continuées en serre jusqu'à maturité des sporogones, nous renseignent à ce sujet.

1° Bien que les cultures soient faites côte à côte, dans les mêmes conditions, des différences entre protonémas d'origine différente réapparaissent dans la génération suivante.

2° En comparant chaque individu-parent, photographié au stade protonémique, avec les protonémas issus de ses spores, on peut constater que les formes sont très voisines. Pour des populations naturelles bien homogènes, comme $G_0$ et $ATH_0$, j'ai cultivé simultanément des spores du lot originel et des spores de souches-filles G et ATH. La ressemblance de forme est aussi grande, d'une génération à l'autre, qu'à l'intérieur de la souche pure obtenue. Toutefois, pour ATH, la vitesse de croissance des protonémas originels est plus faible que celle de la souche pure.

Source MNHN, Paris

Cette dernière différence constatée est sans aucun doute à mettre sur le compte du mode de maturation des capsules originelles qui avaient été récoltées dans la nature à l'état vert et avaient subi une dessiccation partielle prématurée.

Pour la morphologie du protonéma elle-même, on voit qu'elle est peu affectée par les propriétés phénotypiques, et qu'elle est bien la traduction de caractères génétiques.

Je rappelle que je me suis déjà servi de ces résultats pour valider une proposition inverse (Chap. I) : la ressemblance entre protonéma originel et protonémas descendants est une preuve qu'il n'y a pas eu de contaminations des cultures lors de leur développement en serre.

### Caractères des différentes souches.

Comme d'habitude, j'ai surtout fait des cultures monospores, mais dans quelques cas j'ai ensemencé deux ou trois spores dans une même boîte. Les photographies de la pl. XVI, fig. 1 et 2, montrent respectivement des protonémas $ATH_0$, $F_0$, et $M_0$ d'une part, $AS_0$ et $AR_0$ d'autre part, cultivés par 3 ou par 2 sur milieu A. Pour le premier groupe, le milieu a été gélosé soit avec du *Noble-agar*, soit avec du *Bacto-agar*, et pour l'autre avec le *Noble-agar* seulement. Dans ces cultures, on retrouve les mêmes formes que lorsqu'on ensemence une seule spore par boîte. Les formes ne s'influencent donc pas par voisinage. On voit d'autre part qu'elles peuvent se conserver malgré une certaine variation de milieu ; les cultures sur *Bacto-agar* sont plus grandes mais sont semblables à celles faites sur *Noble-agar*.

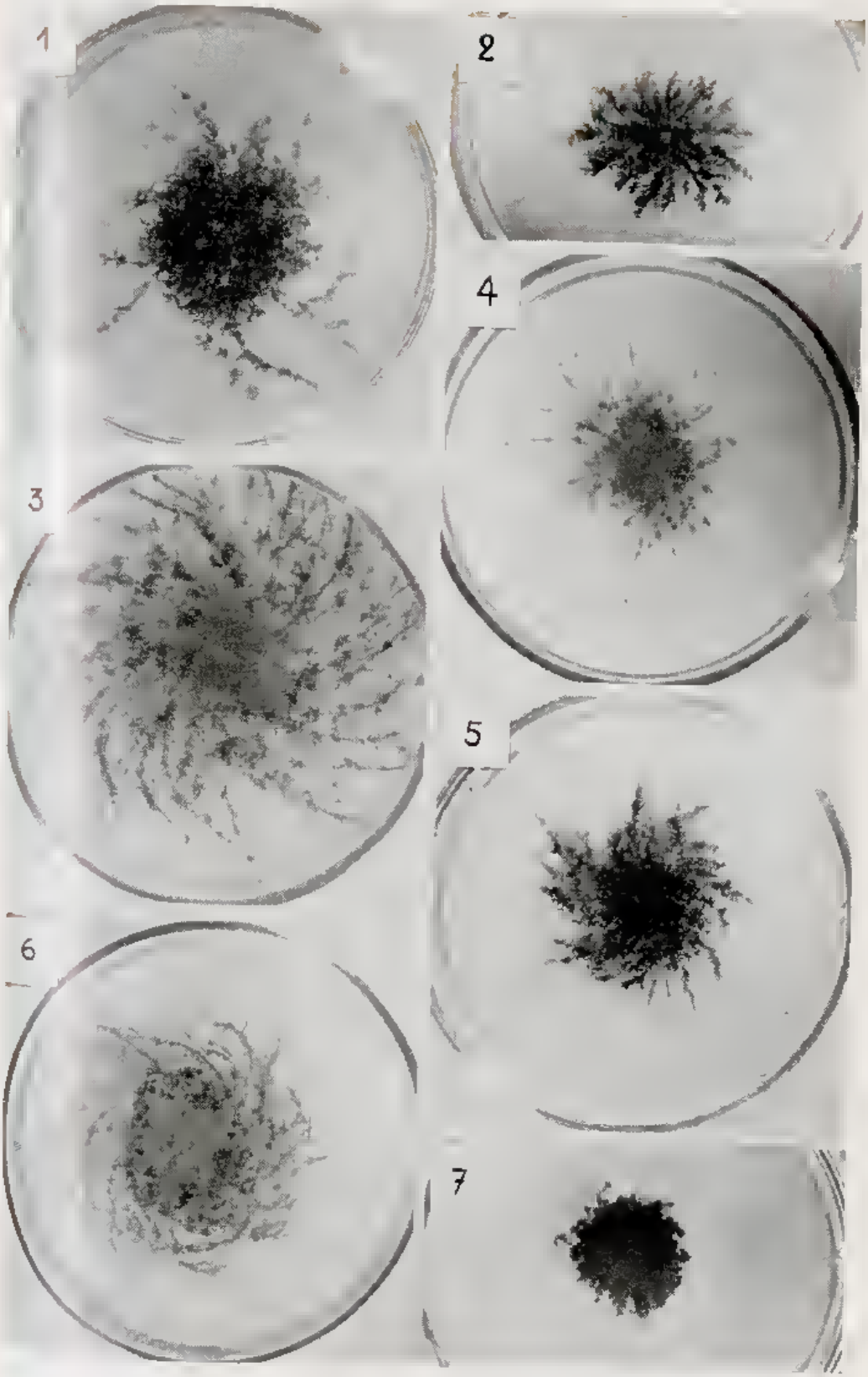
Sur un même milieu, la croissance diamétrale des protonémas varie suivant les souches, ainsi que le montre le tableau 32, où sont consignés les diamètres moyens atteints par les protonémas de 8 souches au bout de 16 jours. Les résultats correspondent à deux expériences successives, l'une portant sur SF, TSJ, ATH et C, l'autre sur ANZ, R, F et G. Une seule capsule a été utilisée par souche.

Mais l'intérêt de ces mesures est un peu restreint du fait de l'importance très grande des caractères différentiels morphologiques.

---

PLANCHE VII. — Protonémas de 25 jours : FIG. 1. Souche TSJ sur milieu B. Forme irrégulière, d'abord peu étendue, puis émettant de grands stolons à très faible courbure sénestre. L'ensemble est couvert de plantes feuillées serrées et bien développées. — FIG. 2. Souche TSJ sur A, forme un peu irrégulière. Bourgeons visibles à l'œil nu en petit nombre seulement (caractère du milieu A), mais relativement plus évolués (car plus précoces) que chez les autres souches cultivées sur A. — FIG. 3. Souche SF sur B ; grand protonéma régulier bien spiralé. Peu de plantes feuillées dans la zone centrale. — FIG. 4. Souche SF sur B/10 ; au delà de la zone centrale compacte, nombreux stolons fins, peu ramifiés, régulièrement radiés avec légères courbures sénestres. Zone annulaire plus riche en gamétophores. — FIG. 5. Souche SF sur A/10. Forme très spiralée dextre. Nombreux petits gamétophores, répartis sans zonation. — FIG. 6. Souche ATH sur B. Rotation sénestre très forte, visible dans la zone non compacte. Petits gamétophores plus abondants dans une zone annulaire à la limite de la région centrale compacte. Quelques-uns seulement sont visibles vers le centre. — FIG. 7. Souche ATH sur A/10. Protonéma très compact ; on ne distingue pas les gamétophores sur la photographie. Des deux stolons qui s'échappent de la masse, l'un est dextre et l'autre sénestre. — Photographies en vraie grandeur.

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

Les différences d'aspect entre protonémas de souches différentes, ou protonémas de même souche cultivés sur milieux différents, se révèlent au bout de quelques jours puis s'accentuent.

Il est inutile, voire impossible, d'expliciter tous les petits détails par lesquels les souches diffèrent les unes des autres, mais on peut facilement distinguer quelques types extrêmes par rapport auxquels on rangera ensuite les autres souches. L'ordre de classement dans le tableau 32 tient compte des ressemblances morphologiques.

TABLEAU 32. — Diamètre des protonémas âgés de 16 jours (moyennes des mesures de 5 ou 6 individus), appartenant à différentes souches et cultivés sur différents milieux.

( ) : protonémas morts. Entre parenthèses : les diamètres des protonémas forme irrégulière. Les traits verticaux doubles séparent les protonémas formes ou de propriétés nettement différentes.

| Milieu | SF | ANZ | R | TSJ | F | G | ATH | C |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A | 17 | 16 | 18 | 17,5 | 12 | 12 | 15 | 10,5 |
| B | 31 | 32,5 | (22) | (21,5) | 16 | 16 | 18,5 | 15 |
| 1/10 A | 18 | 18 | 16 | + | 9,5 | 7 | 13 | 6 |
| 1/10 B | 18 | 18 | 19 | + | 14 | 12 | 15 | 4 |

I. TYPE SF (pl. VII, fig. 3, 4, 5 ; pl IX, fig. 1).

Il a été décrit en détail dans les chapitres précédents. Le protonéma prend une forme régulièrement circulaire. La vitesse de croissance est relativement la plus grande, surtout sur le milieu B.

Le sens de courbure des stolons, lorsqu'apparaît la forme spiralée, est dextre sur les milieux A et A/10. Il est sénestre sur les milieux B et B/10.

Relativement à celle des autres souches, l'aptitude à former des bourgeons est moyenne (apparition des premiers bourgeons au bout de 15-17 jours).

II. TYPE TSJ (pl. VII, fig. 1, 2 ; pl. X, fig. 1).

Le protonéma a une forme assez souvent irrégulière et, sur A, les directions dominantes d'allongement correspondent en général à celles des premiers filaments germinatifs. Sur les autres milieux, quelques grands stolons se détachent de l'ensemble, au bout d'un certain temps, et cela sans symétrie axiale. Les rameaux ont parfois tendance à former des touffes localisées en certains points des stolons et, de ce fait, les jeunes protonémas ont alors l'air d'être issus de plusieurs spores, d'autant plus que le centre reste en général peu fourni.

Il n'y a pas de spiralisation, ni sur A ni sur B, ou au maximum une très faible courbure tardive des grands stolons sur B dans le sens sénestre.

Les bourgeons naissent tôt (13-11 jours) et sont nombreux. Comme le protonéma n'est pas très étendu, les plantes feuillées forment, sur le milieu B, un tapis serré couvrant toute la partie centrale du protonéma.

*Le protonéma ne supporte pas la dilution des milieux* au 1/10. Après s'être développé pendant 7 ou 8 jours, sa croissance s'arrête, les filaments en contact avec le substrat meurent, puis les filaments aériens. C'est la seule souche, parmi celles que j'ai cultivées, qui présente cette intolérance.

Source MNHN, Paris

III. TYPE G (pl. VIII, fig. 5, 6, 7 ; pl. X, fig. 3, 4).

Le protonéma forme d'abord sur tous les milieux, mais surtout sur A et A/10, un coussin dense, bien circulaire. Les stolons radiaires ont leurs extrémités régulièrement alignées sur le cercle périphérique. Ils sont serrés les uns contre les autres et assez peu ramifiés, mais les ramifications sont longues et s'étendent surtout en direction radiale. Le caulonéma est peu apparent, les divers filaments n'étant pas très différents les uns des autres. Très tard, cependant (au bout d'environ un mois et après l'apparition des premiers bourgeons), des stolons plus différenciés commencent à s'étendre et le protonéma prend une forme étoilée.

Il n'y a pas de forme spiralée, ou bien elle est très tardive et peu accentuée (mêmes règles de sens que pour SF).

Les bourgeons se forment tard (18-20 jours) et sont peu nombreux.

Ces caractères rappellent ceux qu'on obtient avec la souche SF en la cultivant sur un milieu gélosé avec de l'agar en fibres impur, ou encore avec une forte concentration de gélose Noble, ou avec un milieu plus concentré en sels.

IV. TYPE ATH (pl. VII, fig. 6, 7 ; pl. IX, fig. 2, 3, 4).

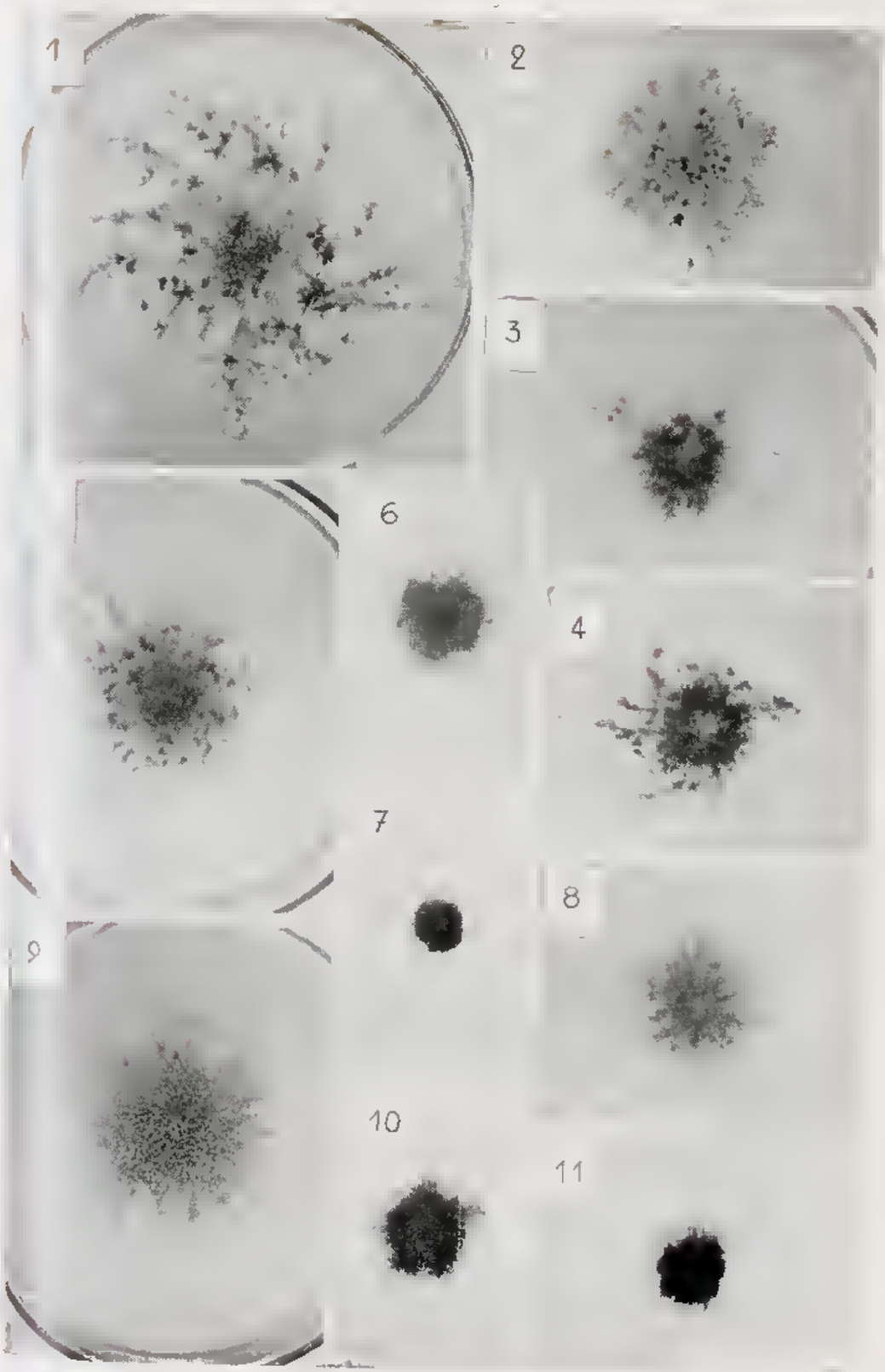
Le protonéma est maigre, surtout à l'état jeune. Les stolons forment peu de rameaux rampants mais, au contraire, de petits rameaux aériens, eux-mêmes ramifiés, qui donnent aux stolons l'aspect de fils de fer barbelés.

La spiralisation est précoce et accentuée. La courbure est sénestre sur les milieux A, B, B/10, mais, sur A, elle est suivie plus tard d'une rotation dextre. Sur A/10, les filaments tournent dans les deux sens et cette rotation est si accusée que les filaments reviennent sur eux-mêmes et que le protonéma prend un aspect très dense. L'apparition des bourgeons est tardive et ils se font en assez petit nombre.

---

PLANCHE VIII. — Protonémas de 25 jours : FIG. 1. Souche ANZ sur milieu B. Grande ressemblance avec SF mais protonéma moins étendu, moins régulier et avec stolons moins nombreux ; on voit quelques gamétophores bien développés dans la zone centrale, puis, en allant vers la périphérie, une zone pauvre en bourgeons, une zone annulaire peu distincte groupant des plantes feuillées évoluées ; enfin, les stolons bien écartés de la zone étoilée, portant des gamétophores plus jeunes. — FIG. 2. Souche ANZ sur A. Le protonéma a déjà subi un commencement de dégénérescence qui se traduit par une décoloration. Petits bourgeons assez nombreux, répartis sans ordre. Certains sont situés au centre. — FIG. 3. Souche ANZ sur B/10. Comparé à SF sur B/10, montre des stolons peu nombreux et inégalement répartis, et une zone centrale plus dense et plus étroite. — FIG. 4. Souche ANZ sur A/10. Moins étendu que SF sur A/10. Disposition spiralée des stolons. Zone centrale plus claire, dépourvue de bourgeons. — FIG. 5. Souche G sur B. Protonéma peu étendu relativement à ceux des autres souches sur B. Pas de courbure des stolons qui sont peu différenciés. — FIG. 6. Souche G sur A. Protonéma très compact. On distingue deux petits bourgeons en dehors de la zone touffue. — FIG. 7. Souche G sur A/10. Protonéma très peu étendu, en coussinet dense. — FIG. 8. Souche G sur B/10. Forme plus étendue que la précédente, régulière, sans spiralisation. — FIG. 9. Souche F sur B. Forme non spiralée avec très peu de bourgeons. On distingue des pinceaux de protonéma dressé qui hérissent toute la zone centrale. — FIG. 10. Souche F sur A. Forme très voisine de G sur A. — FIG. 11. Souche F sur A/10 : le protonéma est plus étendu que celui de G sur le même milieu. — Photographies en vraie grandeur.

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

On peut résumer par le tableau suivant les principaux caractères différentiels des 4 souches décrites ci-dessus.

TABLEAU 33. — Caractères différentiels des 4 souches de types extrêmes.

| Souches : / Caractère | SF | TSJ | G | ATH |
|---|---|---|---|---|
| Courbure sur A : | Dextre forte | Dextre faible ou nulle | Dextre faible | Sénestre forte, puis dextre |
| Croissance en surface sur A : | Forte | Forte | Faible | Moyenne |
| Croissance en surface sur B : | Forte | Moyenne | Faible | Moyenne |
| Aptitude au bourgeonnement : | Moyenne | Forte | Faible | Faible |

Les autres souches ou lots naturels se répartissent ainsi :

AD, AS, $D_0$, $M_0$, $V_0$, sont très proches de SF. Les formes sont parfois un peu plus touffues et, au moins pour AS et $V_0$, plus faiblement spiralées.

ANZ (pl. VIII, fig. 1, 2, 3, 4) et R s'écartent un peu du type SF, en ce sens que le protonéma est un peu plus irrégulier, surtout sur les milieux dilués ; la forme spiralée, de mêmes sens que chez SF, est plus tardive et tardive chez R. Chez cette dernière souche surtout, les grands stolons étant peu nombreux et irrégulièrement répartis, le protonéma ne recouvre pas toute la surface de la gélose, même sur milieu B et même au bout de plus d'un mois.

F (pl. VIII, fig. 9, 10, 11) et une partie des protonémas $BI_0$ sont du type G dont ils diffèrent par une extension en surface un peu plus grande.

C ressemble à ATH en plus chétif et est plus variable comme dimensions. Le centre du protonéma est peu fourni, de sorte que l'emplacement de la spore est toujours visible. Le bourgeonnement est pauvre et tardif.

Au type ATH se rattachent également $AIG_0$, AR, $T_0$, $TSO_0$, et une partie de $BI_0$ qui ont le même mode de spiralisation mais dont les protonémas sont plus compacts. $BI_0$ est toutefois variable comme vigueur.

D'après cette description, on voit que les différentes souches conviennent plus ou moins aux mesures de croissance superficielle : la forme n'est pas toujours bien circulaire et la régularité de croissance des divers protonémas peut être moindre que chez SF.

Indépendamment des différences inhérentes aux souches, on peut noter certains caractères qu'elles présentent en commun sur un milieu déterminé :

Le milieu A provoque invariablement la mort des protonémas au bout d'un certain temps, et toutes les souches l'acidifient ; la mort est seulement plus tardive pour les souches du type G, ou dans les cultures maigres du type ATH dont l'extension en surface est plus lente. Ceci est explicable par le fait que la vitesse d'altération du milieu est fonction de la surface absorbante du protonéma. Le milieu A (ou ses dilutions) est seul capable de provoquer des rotations de sens différent suivant les

Source MNHN, Paris

souches. Les bourgeons se développent mal et leurs feuilles sont dans la plupart des cas monstrueuses.

Le milieu B donne des protonémas plus étendus (surtout avec SF) et moins fournis, avec caulonéma mieux différencié. Il fait tourner à gauche les souches susceptibles de croissance spiralée. Les bourgeons apparaissent plus vite que sur milieu A et sont plus nombreux. Les feuilles se développent vite et normalement.

Sans que des mesures soient nécessaires, il est manifeste que les milieux dilués A/10 et B/10 affaiblissent la croissance pondérale au début. Mais comme A/10 ne devient pas toxique, la quantité de matière vivante produite en définitive sur ce milieu, grâce à la croissance des gamétophores, est sûrement plus grande que sur A.

A/10 détermine dans beaucoup de cas une forme ramassée et dense (pl. IX, fig. 1 et pl. X, fig. 1), parfois en accentuant l'intensité de la spiralisation (ATH), parfois simplement en ralentissant la croissance des stolons (G). Les bourgeons produits sur le milieu A/10 sont normaux ou presque et apparaissent généralement un peu plus tôt que sur A.

B/10, milieu le plus pauvre en azote, provoque d'abord la formation de filaments radiaux serrés, fins, bien rectilignes et très peu ramifiés qui donnent au protonéma jeune un aspect régulier (pl. X, fig. 2). Plus tard, après la formation des premiers bourgeons, apparaissent des stolons plus écartés, pauvrement ramifiés et susceptibles de courbure sénestre. L'ensemble des stolons devient brun rouge, tandis que le brunissement sur les autres milieux est plus discret.

Le manque d'azote qui, d'après Patschowsky, se traduit par la formation d'un système étendu de rhizoïdes, ne provoque pas ici un allongement particulier des stolons du protonéma primaire et, en aucun cas, le diamètre du protonéma sur le milieu B/10 ne dépasse la valeur qu'il atteint sur B.

Sur A/10, la dilution du milieu paraît même conduire à une réaction mal adaptée : au lieu d'explorer le milieu dans toute son étendue, le protonéma se ramasse sur lui-même. Il est possible, dans le cas de souches très spiralisées comme ATH par exemple, qu'un certain chimiotropisme joue pour intensifier la courbure des filaments, chimiotropisme qui serait induit par des substances diffusant du protonema lui-même.

Ces réactions à la composition du milieu, dans ce qu'elles ont de commun à toutes les souches étudiées, sont des faits probablement valables pour toute l'espèce *Funaria hygrometrica*.

Outre les morphoses tributaires du milieu, il doit exister aussi certains caractères communs à toutes les souches et qui se retrouvent sur tous les milieux. L'augmentation de longueur des cellules, en allant de la base vers l'extrémité d'un stolon (au moins jusqu'à une certaine distance de la spore), fait partie de cette dernière catégorie de caractères. Comme elle pourrait dépendre des conditions physiques de culture, j'ai également mesuré la longueur des cellules d'un filament protonémique de la souche ATH, cultivé sur milieu B en serre, à la lumière du jour et à température variable. Bien que la taille des cellules semble varier plus irrégulièrement, on note encore, dans l'ensemble, une augmentation de la longueur cellulaire avec le numéro d'ordre des cellules. Ce caractère paraît donc très stable.

Source MNHN, Paris

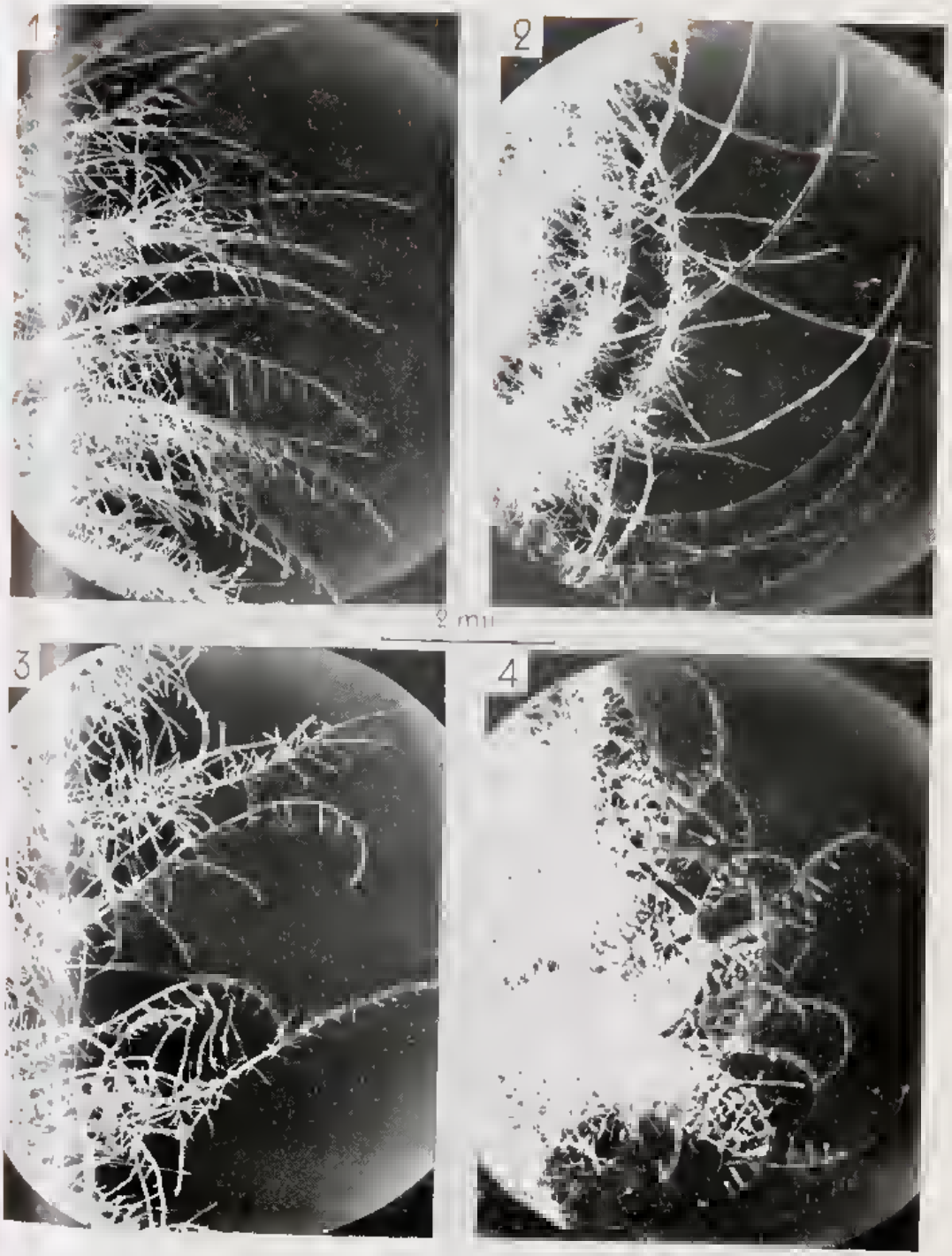



Planche IX. — Filaments périphériques de protonemas âgés de 19 jours : Fig. 1. Souche ATH sur milieu A. Courbure dextre. Disposition pectinée des rameaux, tous situés dans la concavité des stolons-porteurs. — Fig. 2. Souche ATH sur milieu B. Courbure sénestre forte. — Fig. 3. Souche ATH sur milieu A. Courbure sénestre suivie d'une courbure dextre de l'extrémité. — Fig. 4. Souche ATH sur milieu A 10. Courbure dextre ou courbure sénestre suivant les stolons. Disposition pectinée des rameaux, qui sont situés dans la concavité du stolon porteur. Protonéma compact.

Source MNHN, Paris

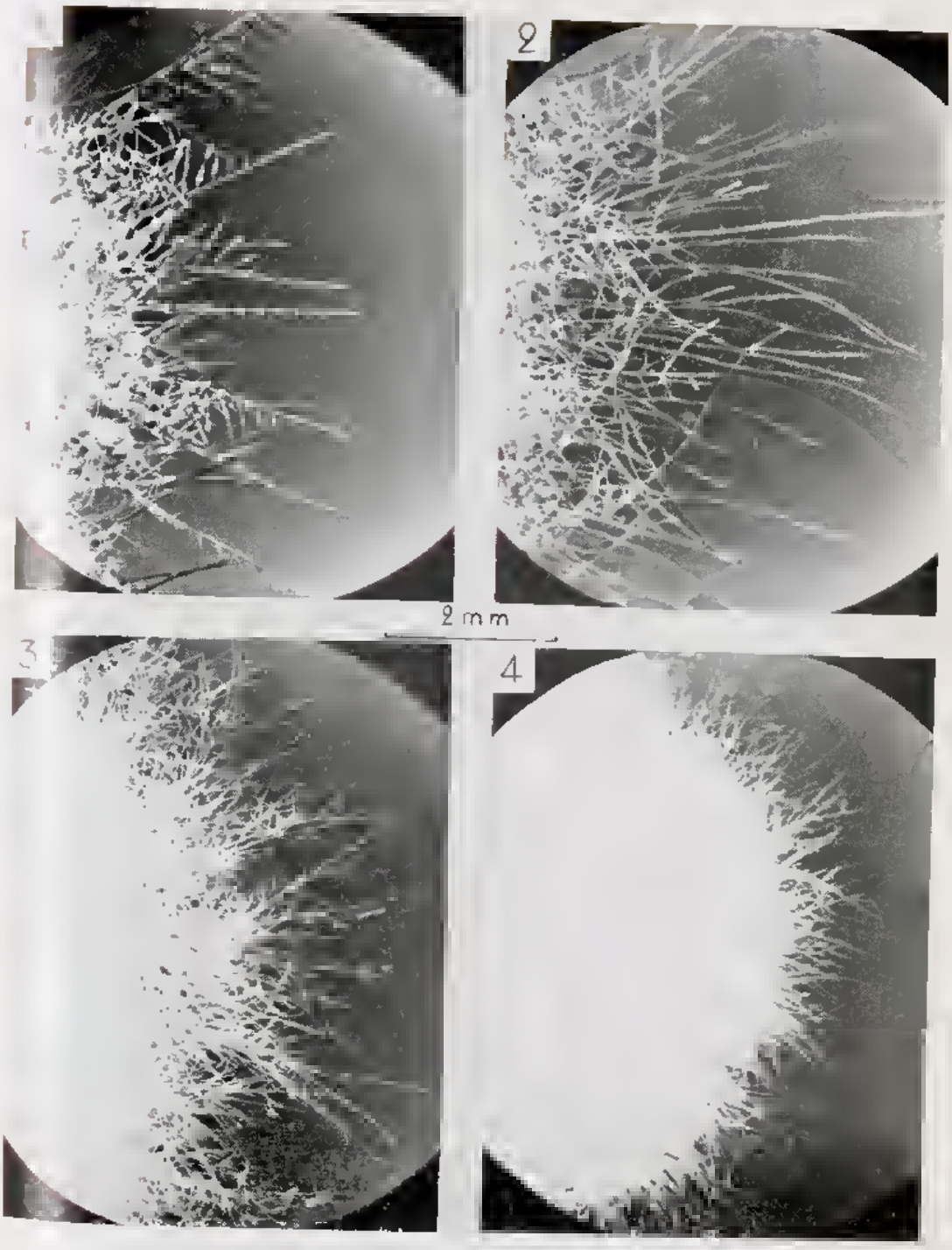



Planche X. — Filaments périphériques de protonémas âgés de 19 jours : Fig. 1. Souche 18J sur milieu A. Stolons droits, à rameaux pectinés. — Fig. 2. Souche 8F sur milieu B 10. Aspect étiolé des stolons qui sont très peu ramifiés. On ne voit pas, sur cette figure, les stolons plus grands dont l'extrémité est déjà un peu courbée. — Fig. 3. Souche G sur milieu A. Pas de courbure. Disposition désordonnée des rameaux. Protonéma compact. — Fig. 4. Souche G sur milieu A/10. Protonéma très touffu

Source MNHN, Paris

***

Revenons maintenant sur les caractères de races et leur importance. Ils s'expriment par des formes protonémiques variées, et variées d'une manière complexe. Ils s'expriment encore par des qualités biologiques. Telle la plus ou moins grande aptitude à former des bourgeons en culture. Le caractère physiologique d'intolérance à la dilution du milieu, propre à la souche TSJ, fait penser que des cultures effectuées dans d'autres conditions défavorables révéleraient d'autres différences de résistance entre les souches.

Je ne puis dire avoir trouvé, parmi les 9 souches d'origines différentes examinées, 2 souches d'aspect rigoureusement identiques.

Mais, par contre, chaque lot naturel est constitué d'individus qui, dans la majorité des cas, se ressemblent. Sans avoir analysé systématiquement la constitution des lots naturels, j'ai, au cours de la totalité des expériences, utilisé pour certains au moins une trentaine de capsules et cultivé au moins six spores de chacune. Dans le cas d'une hétérogénéité des capsules ou de l'existence de capsules hybrides, il y avait donc une forte probabilité de la mettre en évidence. Je n'ai rien trouvé de tel pour $G_0$, $M_0$, $D_0$, $VTH_0$, $TSJ_0$. Pour $Bl_0$, variable quant au protonéma et aussi quant à la vitesse de germination des spores, il y a certainement là un mélange de races : au moins deux, l'une ressemblant à $MG_0$, l'autre à F ; il faut dire, dans ce cas, que de grandes étendues de lande étaient couvertes par le peuplement de Funaires et j'ai fait des prélèvements, que j'ai malheureusement mélangés, à plusieurs endroits.

Il est improbable que des colonies de Funaires couvrant plusieurs mètres carrés puissent provenir d'une même spore originelle. Toutefois, il semble qu'il y ait assez rarement des races très différentes dans une colonie, au moins quant aux caractères que peut traduire le protonema.

Une étude complémentaire serait nécessaire pour découvrir, s'il y en a, les caractères du gamétophore ou du sporogone liés aux caractères morphologiques mis en évidence chez le protonéma. Je ne puis jusqu'ici donner qu'une indication liée à la répartition géographique, et encore n'a-t-elle qu'une faible valeur étant donné le petit nombre de lots examinés : les types à spiralisation protonémique sénestre sur A sont en majorité d'origine méditerranéenne (Pyrénées, Gard, Corse, Tunisie, Grèce) ; $Bl_0$, d'origine atlantique, fait seul exception.

Ce qu'il faut souligner en tous cas, c'est *la manière frappante dont le protonéma traduit certaines des qualités héréditaires de la plante. Alors que, pour le gamétophore et le sporogone, beaucoup de différences génétiques disparaissent sous les fluctuations phénotypiques et qu'il faut de l'habitude pour distinguer les plantes de Funaires méritant d'être classées en plusieurs races, un seul coup d'œil sur des protonémas appartenant aux types extrêmes décrits plus haut inciterait plutôt à leur conférer une valeur d'espèces distinctes, tant ils apparaissent différent.* Bien entendu, la morphologie de ces types n'a de valeur objective que si l'on peut définir rigoureusement le milieu de culture.

Source MNHN, Paris

## CHAPITRE XII

## INFLUENCE DES IMPURETÉS CONTENUES DANS LA GÉLOSE

D'après Neuberg et Ohle la gélose, ou agar-agar, est le sel de calcium d'un ester sulfurique de polysaccharide, répondant à la formule $(R\text{-}O\text{-}SO_2O)2\ Ca$ (voir Lison, 1935). Le calcium peut être partiellement remplacé par le magnésium.

En réalité, la gélose commerciale ordinaire, très impure, renferme une quantité d'autres substances, minérales et organiques. Elle donne près de 1 % de cendres et contient à peu près tous les éléments de l'eau de mer. Elle contient, d'autre part, des matières organiques et on y trouve même de petits fragments de *Gelidium* et des Diatomées.

Cette complexité d'un produit d'usage courant en Bactériologie et en Mycologie a naturellement attiré l'attention des chercheurs. On a ainsi détecté la présence, dans la gélose impure, d'acides aminés, de vitamines ($B_1$, biotine) et de facteurs de croissance non identifiés (voir pour un court aperçu bibliographique Day, 1942). On peut considérer que l'extraction de l'agar à la pyridine le débarasse des substances actives telles que vitamine $B_1$ (Day), biotine et facteur non identifié dit facteur Z de Robbins (1939, 1941). Le lavage à l'eau élimine partiellement ces substances et plus ou moins complètement les sels minéraux.

Si beaucoup d'auteurs qui emploient la gélose insistent sur la nécessité de la purifier avec soin, il ne semble pas que le mode et la durée de cette purification, qui restent arbitraires, soient bien homologués.

Citons à titre d'exemple, les procédés de lavage recommandés pour la culture des tissus végétaux :

Gautheret (1942, p. 21) lave à l'*eau courante pendant plusieurs heures* les fibres de gélose coupées en petits fragments, puis il essore, incorpore au milieu de culture, et après ébullition et fusion, filtre avant de repartir dans les tubes.

White (1943, p. 102) ajoute 2 ou 3 l d'*eau distillée* à 60 g d'agar en fibres et change l'eau trois fois par jour *pendant une semaine*, puis après un dernier rinçage, ajoute le volume voulu de solution nutritive.

Pour la culture des germinations de Mousses, Fitting (1950) indique comme White un lavage à l'eau ordinaire renouvelée, puis à l'eau distillée.

Il est sûr que les différents procédés de purification n'ont pas tous la même efficacité et si parfois cela n'a pas d'importance pour les buts expérimentaux qu'on se propose, il y a quelques cas où des différences dans les taux d'impuretés peuvent influer sur les résultats obtenus.

Il faut tenir compte aussi du fait que, si certaines impuretés s'éliminent facilement, d'autres doivent être plus ou moins solidement fixées par adsorption. Enfin, en ce qui concerne les protonémas de Mousses, il n'est pas prouvé qu'ils ne puissent décomposer la gélose dans une faible mesure et utiliser ses éléments constitutifs tels que S et Ca. Ainsi, quelque soin qu'on prenne pour purifier la gélose, on ne sera jamais sûr, *a priori*, que ce soit un substrat tout à fait inerte chimiquement.

Source MNHN, Paris

Du point de vue physique, la gélose donne avec l'eau et les solutions aqueuses un gel homogène si sa concentration est supérieure à 2 g/l. Au-dessous de cette valeur, la trame de gélose n'accepte pas une plus grande distension et une couche de liquide surmonte le gel (Hitchens, 1921). La vitesse de diffusion des petites molécules salines dans une solution gélosée est peu inférieure à leur vitesse de diffusion dans l'eau, et elle augmente peu avec la concentration en gélose ; mais les différences sont beaucoup plus fortes pour les grosses molécules (Duclaux, 1938, t. II). De toute façon, le mouvement des molécules et l'établissement des égalités de concentration sont plus lents que dans un liquide où règnent des courants de convection. Au voisinage des cellules vivantes, qui modifient le milieu par leur activité propre, il peut donc se créer des gradients de concentration lorsque, par exemple, les cellules absorbent certains ions suffisamment vite pour que la diffusion ne puisse rétablir la composition moyenne du milieu. C'est ce que Heller (1956) a mis en évidence pour les ions phosphoriques en étudiant l'absorption de phosphore marqué par des tissus en culture sur milieu gélosé.

Selon Heller (1935), le gel, par sa nature colloïdale, exercerait une action favorable sur les cellules des tissus en contact avec le milieu. De plus, en comparant l'influence de la gélose et du gel de silice sur les cultures de tissus, Heller a trouvé des différences de croissance faibles mais significatives en faveur de la gélose. Il me semble cependant impossible de dire si ces différences viennent des propriétés physiques de chaque gel ou des traces d'aliments fournies par l'agar et absorbées par le tissu.

Présence d'impuretés chimiques, ralentissement de circulation moléculaire ou ionique, adsorption, action spécifique de structure forment, quant au rôle de la gélose, un ensemble causal difficile à démêler. Je n'ai pas abordé directement ces problèmes, mais il m'a paru indispensable, au moins, de chercher à savoir dans quelle mesure la croissance et la forme du protonéma sont influencées par les propriétés et les impuretés de la gélose. Personne ne s'est arrêté à cette question et, à part Fuhring, aucun auteur cultivant des Mousses sur milieu gélosé n'a donné d'indications sur la qualité de gélose employée ni le traitement subi par celle-ci. Or, bien que le protonéma soit un organisme autotrophe et doive se suffire des éléments minéraux contenus dans la solution de culture, on sait déjà qu'il peut bénéficier d'un apport de vitamine $B_1$ (Siegnval, 1917) ou d'extrait de levure (Benson-Evans, 1953) ou d'auxine (Fries, 1913 ; Bopp, 1953). Si l'on ne peut s'attendre à ce qu'il soit un aussi bon indicateur que certains Champignons filamenteux judicieusement choisis, il est possible qu'il réagisse tout de même visiblement à la présence d'impuretés organiques dans l'agar.

J'ai employé, pour comparaison, différentes geloses Difco, la gélose en poudre Eimer et Amend et de la gélose ordinaire en fibres Prolabo. Ces deux dernières qualités m'ont donné les mêmes résultats. Selon Day, le *Bacto-agar* Difco est plus riche en vitamine $B_1$ que l'agar Eimer et l'agar en fibres brut. Le *Purified-agar* représente ce qu'on peut obtenir de mieux purifié en fait de gélose (voir chap. I).

Les expériences ont été faites avec la souche SF, sauf exceptions qui seront mentionnées.

Source MNHN, Paris

### 1. Influence comparée de différentes qualités de gélose.

Il faut remarquer d'abord que différentes géloses employées à concentration égale ne donnent pas toujours exactement la même consistance au milieu. Par exemple, le gel obtenu avec le *Purified-agar* est plus dur qu'avec le *Noble-agar*. Pour le *Noble-agar* lui-même, un stock ancien que j'employais à raison de 11 ou 15 g/l a été ensuite remplacé par un stock de fabrication plus récente que j'emploie à 12 g/l pour obtenir à peu près la même dureté. Il est possible qu'à la suite de traitements industriels un peu différents les propriétés hygroscopiques finales des géloses ne soient pas identiques et que les différences constatées proviennent des différences de teneur en eau. Employer, pour chaque sorte de gélose, le même poids par litre de solution, ne reviendrait donc pas à employer la même concentration du milieu en gélose. Mais l'erreur ainsi introduite est assez faible pour ne pas masquer le rôle des impuretés chimiques contenues dans cette substance.

En outre, des stocks successifs de gélose de même marque peuvent ne pas être identiques chimiquement. Ainsi, le *Noble-agar* que j'ai employé d'abord présentait une couleur plus jaunâtre et était certainement moins purifié que le stock plus récent dont je me suis servi dans le présent travail. Certaines petites différences constatées entre les résultats d'expériences anciennes et récentes peuvent être imputées à ces variations de qualité de la gélose.

1° Dans une première série d'expériences, j'ai comparé trois qualités de gélose granulée ou en poudre en les incorporant à la solution A, à raison de 12 g/l : *Noble-agar*, *Bacto-agar*, et agar Eimer et Amend.

Diamètres des protonémas (moyennes en mm pour 6 cultures) mesurés à différents âges :

| Age : | 7 jours | 11 jours | 19 jours |
|---|---|---|---|
| Noble : | 5 | 14,5 | 22 |
| Bacto : | 6 | 19,5 | 28 |
| Eimer : | 1,5 | 8 | 14 |

Les différences d'extension et de forme sont très marquées. Sur le milieu à l'agar Eimer, le protonema s'étend peu (pl. XI, fig. 1) : il se présente sous l'aspect d'un cercle nettement limité, où les filaments rampants, serrés, ont leurs extrémités alignées très régulièrement sur une circonférence. La forme ne devient pas spiralée. Ce protonéma, riche en filaments aériens, a un aspect dense et vert foncé. Assez tôt, les cellules des stolons deviennent courtes et souvent un peu renflées. Ceci est en partie dû au fait qu'il se produit des divisions intercalaires et surtout à ce que, d'emblée, la cellule apicale détache des segments courts (pl. V, fig. 5). On a vu la même chose se produire sur le milieu A gélosé au *Noble-agar* lorsqu'il s'acidifie en fin de culture. Mais dans le cas de l'agar impur, le protonéma vit beaucoup plus longtemps et le milieu ne s'acidifie pas, ainsi qu'on le verra. Les stolons prennent rarement l'aspect du caulonema et jamais d'une manière franche. Le peu de bourgeons qui apparaissent, et qui se tournent plutôt vers le centre de la culture, naissent sur des filaments de caractère typiquement chloronématique (pl. XV, fig. 2).

Source MNHN, Paris

Sur *Bacto-agar*, la croissance est augmentée, tandis que la forme des cultures reste la même que sur *Noble-agar*. La figure 1 de la planche XVI représente des cultures faites au cours d'une autre expérience, respectivement avec l'une et l'autre de ces deux géloses. Trois spores de lots différents : $M_0$, $F_0$ et $ATH_0$ ont été ensemencées sur chaque boîte de Petri ; la photographie montre d'une façon frappante cet effet favorable de *Bacto-agar* sur la croissance, ainsi que la conservation des mêmes aspects morphologiques du protonéma, caractéristiques de chaque souche. Les cellules des stolons sont normales, pour autant que le permet le milieu A. De plus, avec le *Bacto-agar*, les filaments aériens dégénèrent moins vite en cellules globuleuses, et les bourgeons apparaissent un peu plus tôt et sont plus nombreux. Une gélose récente PROLABO, en flocons, a présenté les mêmes propriétés que le *Bacto-agar* (pl. VI).

Une autre comparaison a été faite entre le *Noble-agar*, qui représente la qualité la mieux purifiée parmi les géloses ci-dessus, et le *Purified-agar*. L'aspect des protonémas est sensiblement le même. On trouve ici des diamètres moyens :

| Age : | 13 jours | 17 jours | 20 jours |
|---|---|---|---|
| Purified : | 7,8 | 15 | 20,2 |
| Noble : | 9,6 | 16,1 | 19,2 |

Bien que les différences soient faibles, elles sont significatives : pour le premier couple de mesures, le calcul a été fait et donné comme exemple au chapitre X. De plus, en répétant l'expérience plusieurs fois, j'ai toujours trouvé des diamètres un peu plus forts pour les cultures sur *Noble-agar*, au moins pendant les deux premières semaines. Cependant, comme les différences sont petites, on peut considérer cette gélose comme suffisamment pure pour être employée directement dans la plupart des expériences.

2° Avec le milieu B, des essais similaires ont montré le même effet inhibiteur de la gélose ordinaire sur l'extension superficielle du protonéma, qui présente le même genre de forme touffue et bien limitée que sur A. On constate encore une diminution du nombre des bourgeons, bien que le milieu B soit favorable à leur formation. Entre *Noble-agar* et *Purified-agar* il y a toujours une petite différence de même sens qu'avec le milieu A. Diamètres observés dans une expérience :

| Age : | 13 jours | 17 jours | 20 jours |
|---|---|---|---|
| Purified : | 12,5 | 21,4 | 32,1 |
| Noble : | 13,1 | 27,2 | 35 |

Par contre, l'effet stimulant du *Bacto-agar* (et aussi des flocons PROLABO), observé en présence de A, paraît ici moins sensible. Diamètres observés au bout de 13 jours :

Noble : 17 mm
Bacto : 18,5 mm

3° La présence de sels dans la gélose doit lui permettre d'entretenir à elle seule une certaine croissance du protonéma, au moins durant quelque temps. Aux concentrations très faibles qui peuvent exister

Source MNHN, Paris

dans une gélose assez purifiée, ces sels doivent rapidement jouer le rôle de facteurs limitants pour la croissance. En faisant des cultures sur gélose simplement additionnée d'eau, une petite différence de pureté pourra se déceler plus facilement qu'en présence d'une solution nutritive.

De fait, les cultures se distinguent très tôt, selon la gélose employée. La fig. 32 montre leur aspect au bout de 5 jours. Le protonéma est plus développé sur l'agar ordinaire en fibres, le plus impur. Ensuite viennent par ordre de grandeur, les cultures sur *Bacto-agar*, sur *Noble-agar*, puis sur *Purified-agar*.

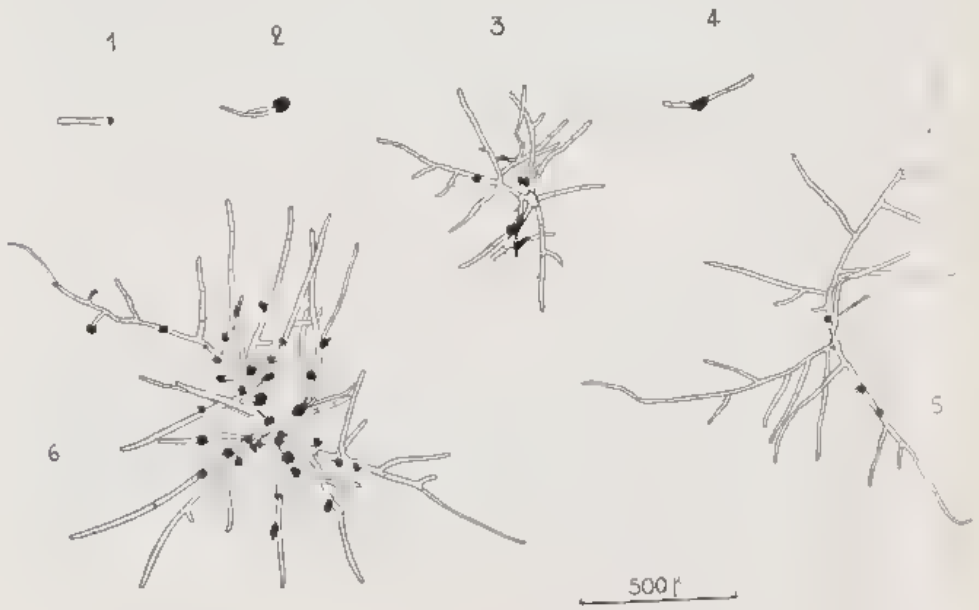



Fig. 32. — Influence des impuretés de la gélose sur le début de la croissance. Protonémas de 5 jours. Gélose employée à la concentration de 12 g par litre d'eau pure. — 1 : *Noble-agar* lavé ; 2 : *Noble-agar* brut ; 3 : *agar* en fibres lavé ; 4 : *Bacto-agar* lavé ; 5 : *Bacto-agar* brut. — 6 : *Bacto-agar* brut incorporé à la solution A. En noir : les rameaux dressés ; en pointillé : les filaments plongeants.

Le *Bacto-agar* permet à lui seul d'obtenir une culture presque aussi étendue que lorsqu'il est associé à la solution A. Mais ce protonéma est maigre, c'est-à-dire que les stolons ne sont pas très nombreux et que leurs rameaux sont peu fournis. Les stolons prennent vite l'aspect du caulonéma typique et les bourgeons, en petit nombre, apparaissent en ronds de sorcières assez nets, dans les mêmes délais qu'avec le milieu B, ou même peut-être un peu plus tôt : on les décèle à la loupe binoculaire sur certains protonemas au bout de 13 jours, et ils se développent ensuite normalement en tiges feuillées.

Pour l'agar ordinaire, la grandeur du protonéma durant les premiers jours est la même qu'en présence de la solution A ou B ; les sels contenus dans cette gélose suffisent, au moins au début, pour assurer une croissance normale. Mais bientôt le protonéma, toujours plus touffu que sur les autres qualités d'agar, marque le pas dans son extension et il ne forme pas de bourgeons.

Source MNHN, Paris

Avec le *Noble-agar*, la croissance est très faible et le protonéma très maigre. Cependant, cette croissance continue lentement et on peut noter l'apparition de quelques bourgeons sur certaines cultures au bout de 19-28 jours. Le protonéma vit longtemps et, au bout de deux mois, ses filaments n'ont toujours pas forme de cellules globuleuses, tandis que les bourgeons se sont transformés en tiges feuillées possédant jusqu'à 7-8 feuilles.

Voici les diamètres moyens observés dans une expérience avec *Noble-agar* et *Bacto-agar* :

| Age : | 12 jours | 14 jours | 16 jours | 19 jours |
|---|---|---|---|---|
| Noble : | 3,5 | 5,5 | 8 | 11,5 |
| Bacto : | 12,5 | 19 | 22,5 | 25 |

Avec le *Purified-agar*, une certaine proportion de germinations meurt après avoir formé quelques cellules courtes et un peu renflées. Les autres poursuivent leur croissance et la forme de leurs cellules devient parfois normale. Ils donnent des filaments ramifiés qui s'allongent très lentement (pl. XIII, fig. 2).

## 2. — Effet d'un lavage des géloses.

Il s'agit maintenant de constater quelles modifications apporte à la croissance du protonéma le lavage plus ou moins prolongé d'une gélose impure. On pourra ainsi se rendre compte de la facilité avec laquelle s'éliminent les impuretés.

La gélose en filires, enfermée dans un sac de mousseline, a été lavée à l'eau courante pendant 3 jours, puis à l'eau distillée renouvelée plusieurs fois pendant 2 jours. Pour les géloses en paillettes fines ou en grains, qui ne peuvent être lavées par ce procédé, j'ai opéré de la manière suivante :

Soit à obtenir par exemple 150 cc de milieu gélosé à 12 g/l. On fait un gel de gélose en fondant à l'autoclave 1,8 g de gélose dans 75 cc d'eau. On verse le milieu liquéfié dans des boîtes de Pétri et, après solidification, on découpe en petits morceaux d'1/2 cm3 environ, qu'on remet dans le flacon. On ajoute 75 cc d'eau et on repère le niveau atteint par le liquide. On ajoute ensuite de l'eau en excès, de façon à avoir environ 3 fois le volume des morceaux de gélose. Pendant 3 jours on décante l'eau de lavage deux fois par jour ; puis on ajoute le liquide définitif jusqu'au repère marqué sur le flacon et on stérilise.

Les eaux de lavage de l'agar en poudre (Eimer et Amend) sont toujours jaunes, même après les avoir renouvelées plusieurs fois, et le gel lui-même n'est pas incolore. La première eau de lavage du *Bacto-agar* est nettement jaunâtre et celle du *Noble-agar* à peine teintée.

Avec le milieu A, le *Bacto-agar*, lavé comme il est indiqué ci-dessus, donne les mêmes résultats que le *Noble-agar* ou le *Purified-agar*, c'est-à-dire que son action stimulante disparaît. Dans les mêmes conditions, l'agar en poudre et l'agar en fibres manifestent encore une activité inhibitrice très nette : le protonéma présente à chaque moment un diamètre plus grand qu'avec ces mêmes géloses non lavées ; mais il garde le même aspect typique bien régulièrement circulaire et nettement limité (Planche XI, fig. 2).



Source MNHN, Paris

Avec l'eau distillée seule (fig. 32), des petites différences se laissent encore voir entre le *Noble-agar* lavé et le *Noble-agar* brut, les cultures sur le premier accusant dès le début un léger retard. Celui-ci s'accentue par la suite et je n'ai pas observé la formation de bourgeons, même au bout de 10 jours, avec l'agar *Noble* lavé. Entre le *Bacto-agar* lavé et le même à l'état brut, la différence est encore beaucoup plus grande. Là aussi, l'effet favorable du *Bacto agar* sur la croissance diminue très visiblement par le lavage, mais les protonémas sont tout de même un peu plus grands qu'avec le *Noble-agar* brut.

Les lavages effectués précédemment paraissent donc efficaces mais sont tout de même insuffisants pour éliminer totalement les impuretés actives, surtout en ce qui concerne la gélose brute.

### 3. — **Effet de la concentration en gélose.**

Plusieurs auteurs ont observé que l'allure du protonéma ne dépend pas sensiblement de la concentration en gélose (PRINGSHEIM, FITTING). Il est possible qu'ils n'aient pas fait à ce sujet des mesures précises ou bien qu'ils n'aient observé que le tout début de la croissance. En effet, avec les géloses les mieux purifiées que j'ai employées, on peut voir des différences d'aspect et de diamètre (tableau 34) qui sont fonction de la concentration.

Pour toutes les sortes de géloses, la concentration de 5 g par litre de milieu A ou B donne des résultats analogues (pl. XI, fig. 5, 8, 11) : le protonéma semble plus pâle, il est toujours englobé dans un film liquide et il ne présente pas de ramifications aériennes dressées. Ce phénomène est peut-être dû à une moindre rigidité des ramifications. Ou peut-être, la tension superficielle du liquide environnant les filaments les maintient-elle plaqués à la surface du milieu, bien que, cependant, les gaines liquides individuelles qui existent aux concentrations plus fortes n'empêchent pas les rameaux de se dresser. La couleur jaune verdâtre pâle de ces protonémas est peut-être due à un effet d'optique, car au microscope, ils ne semblent pas être plus pauvres que les autres en chloroplastes et en chlorophylle. La forme spiralée ne se manifeste pas.

L'augmentation de concentration (pl. XI, fig. 7, 10, 12) a également un résultat général en ce sens que les protonémas sont plus touffus et qu'ils vivent plus longtemps sur le milieu A. De plus, la quantité de bourgeons produits diminue incontestablement. La forme spiralée apparaît plus tard ou bien elle ne se manifeste pas. Mais l'influence sur la croissance diamétrale diffère selon la qualité de gélose employée. Au-dessus de 12 ou 15 g par litre, et surtout pour la concentration de 30 g/l. la plus forte, les géloses *Noble* et *Purified* freinent l'extension superficielle du protonéma. Cet effet est sensible surtout les deux ou trois premières semaines. Il tend à s'atténuer par la suite, et tardivement, sur le milieu A, les protonémas prennent une forme étoilée bien marquée et peuvent même atteindre un diamètre supérieur à celui obtenu avec la concentration standard. Le freinage est également net avec la gélose impure, mais de plus, il est persistant.

Au contraire, avec le *Bacto-agar*, on observe une augmentation de diamètre avec l'augmentation de concentration, et cela presque dès le début des cultures.

Source MNHN, Paris

En pratique, il n'est donc pas indifférent d'employer telle ou telle concentration de gélose. Dans le chapitre suivant, on verra que des différences sensibles se sont manifestées entre des cultures sur milieu de Krop gélosées à 12 ou à 20 g/litre.

TABLEAU 34. — Influence de la concentration en gélose sur la croissance diamétrale des protonémas (mesurée en millimètres) et sur la production des bourgeons.

| | Milieu A - Noble-agar | | | | | Milieu A - Bacto-agar | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Concentr. en g/l | 5 | 10 | 12 | 20 | 30 | 5 | 12 | 20 | 30 |
| Age : 15 j. | 12 | 15 | 15,5 | 11 | 11 | 17,5 | 23 | 24 | 25 |
| 18 j. | 21,5 | 22 | 23 | 18 | 16 | 21 | 27 | 31 | 37 |
| Bourgeons visibles à l'oeil nu le 20e jour (par protonéma) : | 6 | 19 | 22 | 0 | 0 | 8 | 23 | 7 | 0 |

| | Milieu B - Noble-agar | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Concentr. en g/l | 5 | 10 | 12 | 15 | 20 | 30 |
| Age : 13 j. | 17 | 16 | 17 | 16,5 | 14,5 | 11 |
| 18 j. | 28 | 33 | 33 | 32 | 28 | 23 |
| 24 j. | 38 | 42 | 46 | 44,5 | 42 | 39 |
| Bourgeons visibles à l'oeil nu le 22e jour : | 33 | 39 | 36 | 17 | 5 | 0 |

| | Milieu A - Purified-agar | | Milieu B - Purified-agar | |
|---|---|---|---|---|
| Concentr. en g/l | 10 | 30 | 10 | 30 |
| Age : 11 j. | 7 | 5 | 10,5 | 7,5 |
| 15 j. | 15 | 13 | 20 | 17,5 |
| 26 j. | 22,5 (mourant) | 28 | 45 | 45,5 |
| Bourgeons visibles à l'oeil nu le 25e jour : | 7 | 0 | 28 | 2 |

En outre, lorsque j'ai observé des variations de forme anormales dans des cultures qui devaient être identiques, j'ai presque toujours pu constater que la gélose présentait des différences de dureté selon les boîtes. Cet accident peut arriver quand on verse la solution gélosée dans les boîtes de Pétri alors que sa température est déjà assez basse et que sa consistance est un peu épaissie. Il faut donc avoir soin d'agiter le milieu fondu, lors de sa répartition dans les récipients de culture, de façon à ce qu'il soit homogène dans toute sa masse.

Source MNHN, Paris

### 4. - Influence de la gélose sur le pH du milieu.

La gélose semble avoir un certain pouvoir tampon. FITTING a insisté sur la nécessité de sa purification, parce qu'à l'état impur elle est capable de changer le pH des milieux de cultures. Les mesures suivantes ont été effectuées au colorimètre, dès après la stérilisation. Il n'y a pas de différences pour une même gélose selon qu'elle est employée à 12 ou 30 g/l.

| *Milieu A* | | *Milieu B* | |
|---|---|---|---|
| Fibres, brut ou lavé | 5,4 | | |
| Bacto, brut | 5,9 – 6 | Bacto, brut | 6,1 |
| Bacto, lavé | 5,8 | | |
| Noble, brut ou lavé | 5,6 | Noble, brut | 5,8 |
| Purified | 5,1 | | |

Solution A ou B avant stérilisation : 5,7 – 5,8

Au cours de la croissance des cultures, l'évolution du pH se fait différemment suivant les géloses utilisées. Voici les résultats de mesures effectuées au bout de 16 jours sur un milieu A ayant servi à des cultures monospores, et gélosé à 12 g/l :

| | |
|---|---|
| Noble brut | 5 |
| Noble lavé | 4,9 |
| Bacto brut | 5,3 – 5,4 |
| Poudre Eimer brut | 5,8 |

Dans une autre expérience, au bout de 22 jours on avait :

| | |
|---|---|
| Fibres brut | 6,1 |
| Fibres lavé | 5,6 |
| Bacto brut | 4,8 |
| Bacto lavé | 4,6 |

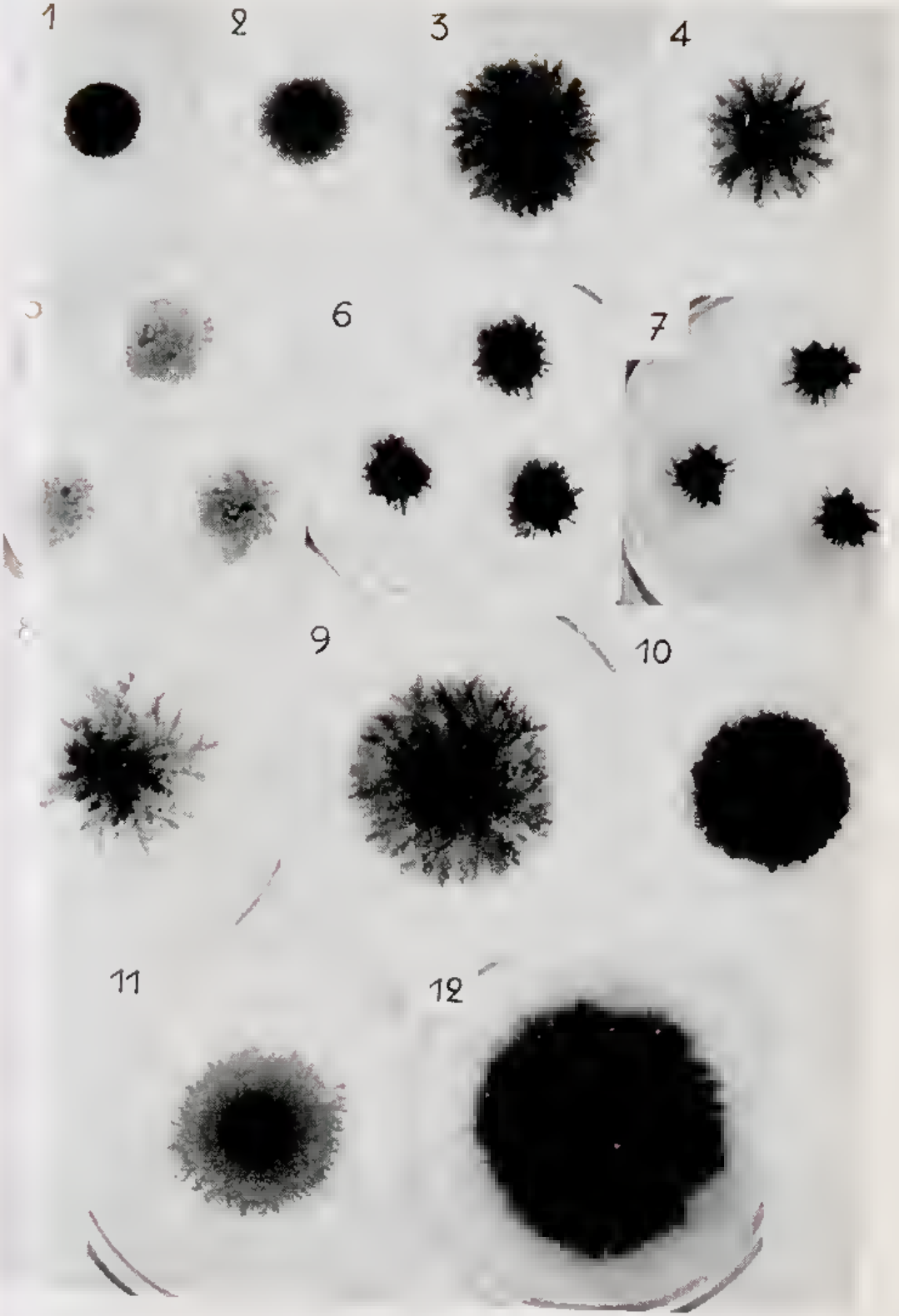
4,6 est la valeur minimum présentée par le milieu avant la mort du protonéma ; on voit que plus l'agar est impur, mieux il empêche l'acidification du milieu.

La différence observée entre agar brut et agar lavé montre que c'est bien par des impuretés chimiques qu'il exerce cet effet tampon, plutôt que par ses propriétés intrinsèques.

---

PLANCHE XI. — Influence de la gélose sur la forme et la croissance du protonéma. Souche SF : FIG. 1 et 2. Milieu A gélosé à l'agar impur en fibres. 1, agar brut ; 2, agar lavé. Protonémas âgés de 16 jours. — FIG. 3 et 4. Milieu A gélosé au *Bacto-agar* : 3, agar brut ; 4, agar lavé. Protonémas âgés de 16 jours. — FIG. 5 à 7. Milieu A employé avec différentes concentrations de *Noble-agar* : 5, 5 g/l ; 6, 12 g/l ; 7, 30 g/l. Protonémas âgés de 14 jours. Cultures trispores. — FIG. 8 à 10. Milieu B employé avec différentes concentrations de *Noble-agar* : 8, 5 g/l ; 9, 12 g/l ; 10, 30 g/l. Protonémas âgés de 19 jours. — FIG. 11 et 12. Milieu A employé avec 5 g/l (11) et 30 g/l (12) de *Bacto-agar*. Protonémas âgés de 25 jours. — Photographies en vraie grandeur.

Source MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

— **Résumé et discussion des résultats. Expériences complémentaires.**

On peut distinguer plusieurs effets différents des géloses :

1° *Action favorable sur la croissance globale du protonéma.* Elle se manifeste surtout pour la gélose ordinaire employée seule avec l'eau distillée ; cette gélose permet l'obtention d'un protonéma aussi touffu qu'en présence d'une solution nutritive, malgré l'effet inhibiteur qui se superajoute. La même action favorable se retrouve dans le *Bacto-agar*, mais elle est moindre et disparaît facilement par lavage.

Il est très probable qu'il s'agit là, entre autres, de sels minéraux essentiels à la nutrition et dont les éléments sont d'ordinaire apportés par la solution de culture. Mais le fait que le *Bacto-agar* permet avec le milieu A une croissance meilleure que les géloses plus pures montre que d'autres substances interviennent. Il paraît difficile d'admettre, en effet, que les faibles quantités de $NO^3$, $SO^4$, $PO^4$, $NH^4$, K, Ca, Mg que peut apporter le *Bacto-agar* modifient d'une manière sensible les propriétés du milieu A. Il s'agit donc d'autres substances actives, minérales ou organiques. Or, une addition de ClK, ou de ClNa aux milieux habituels gélosés au *Noble-agar* ne m'ont pas paru promouvoir la croissance comme le fait le *Bacto-agar*. Il n'est pas impossible que le *Bacto-agar* contienne des traces d'oligo-éléments actifs. Mais c'est surtout par des facteurs organiques de croissance qu'il doit vraisemblablement agir.

2° *Une action sur le pH du milieu.* Il se peut qu'elle soit en partie indirecte, car les diverses géloses induisent des formes de croissance différentes du protonéma qui, en retour, agissent différemment sur le milieu : la nutrition doit dépendre en effet des proportions relatives de protonéma aérien et de protonéma substratique. Mais il existe sûrement aussi une action directe de la gélose puisqu'elle se manifeste dès la stérilisation. Globalement, l'action sur le pH est importante dans le cas d'une gélose très impure, puisque l'acidité du milieu A diminue au lieu d'augmenter.

3° *Un effet inhibiteur partiel sur la croissance des stolons, sur leur différenciation* (pas de forme caulonéma caractérisée) *et sur la formation des bourgeons.* Il se manifeste avec les géloses ordinaires où il se superpose à l'action favorable d'autres impuretés.

4° *Un effet physique,* que met en évidence l'emploi de différentes concentrations de gélose purifiée. Pour le *Bacto-agar* à forte concentration, cet effet est contrebalancé et masqué par l'augmentation concomitante des impuretés favorisant la croissance.

Aux faibles concentrations, pour toutes les sortes de géloses, l'aspect du protonéma se rapproche de celui qu'on obtient en milieu liquide. Aux fortes concentrations, avec la gélose pure, la vitesse d'extension horizontale est un peu diminuée, au moins temporairement ; et avec toutes les géloses la production de bourgeons faiblit.

En ce qui concerne les impuretés chimiques mises en évidence, les géloses se caractérisent ainsi :

Agar en fibres ou en poudre, impur : substances permettant la croissance (sels ?) et substances la freinant.

Source MNHN, Paris

— *Bacto-agar* : substances permettant la croissance (sels ?), substances la favorisant (vitamines, autres facteurs ?).

— *Noble-agar* : traces de substances permettant la croissance (sels ?), ainsi que le prouve l'effet d'un lavage et la comparaison avec le *Purified-agar*, en présence d'eau pure.

Resterait à interpréter ce que signifie la faible croissance autorisée par le *Purified-agar* seul. A-t-elle lieu uniquement grâce aux reserves de la spore ou y a-t-il encore utilisation de traces de substances fournies par la gelose, soit que cette derniere renferme encore des impuretés, soit que le protonema puisse la décomposer dans une faible mesure et s'approvisionner ainsi en certains éléments ? La comparaison avec des cultures sur gel de silice et eau pure devrait, semble-t-il, permettre de trancher la question.

En fait, à partir de cultures monospores, je n'ai pas obtenu de protonémas sur gel de silice non additionné de sels. Sur gel imbibé de solution A ou B, la croissance a toujours été plus lente qu'avec le *Purified-agar*. Pourtant Dening a obtenu sur gel de silice imprégné de solution de A. Meyer, des cultures de *Buxbaumia* qui ne différaient en rien des cultures correspondantes sur la même solution gélosée. Il est possible que ma technique d'emploi du gel de silice ait été mauvaise en quelque façon. Mais rappelons que Heller (1953), tout en reconnaissant une action de contact bénéfique des substrats solides sur les cultures de tissus, trouve des résultats meilleurs avec la gélose qu'avec le gel de silice.

Des expériences faites ici sur *Funaria*, il me paraît imprudent de tirer une conclusion.

### Effets de voisinage.

Je rappelle qu'un ensemencement massif de spores sur eau distillée ou sur eau distillée gélosée permet une germination complète (près de 100 %) mais dont la durée moyenne est augmentée (voir chap. VI). Chaque spore émet un filament germinatif étiolé : il s'allonge beaucoup, devient de plus en plus mince et ne se ramifie pas ; il est pauvre en cytoplasme et en plastes. Ce filament correspond en somme au rhizoïde généralement émis en premier par la spore de Funaire. Mais, sauf dans quelques cas, il n'y a pas production d'un deuxième filament.

Au contraire, pour les cultures monospores faites sur eau gélosée au *Purified-agar*, les jeunes protonemas les mieux développés ont un tout autre aspect ; plusieurs filaments naissent de la spore ; ils sont très verts, épais, de calibre un peu irrégulier et ils se ramifient. Les cellules sont courtes et certaines sont même globuleuses.

Ces différences sont visibles d'une maniere frappante sur les figures 1 et 2 de la planche XII qui représentent des cultures simultanées faites sur eau gelosée avec 2 g/l de *Purified-agar*.

A première vue, ces observations paraissent montrer qu'il existe des traces de substances nutritives dans la gélose et que l'étiolement des spores serrées vient de la concurrence pour leur absorption. Mais on pourrait aussi bien interpreter les faits d'une autre façon : si les protonemas isolés ne s'etiolent pas, c'est parce qu'ils s'allongent très peu, et si les

Source MNHN, Paris

protonémas groupés s'allongent vite, c'est parce que leurs voisins émettent des facteurs utiles à la croissance. La fin du chapitre suivant appuie plutôt la seconde manière de voir.

### Conclusion.

Les précédentes expériences ont prouvé que le protonéma était bien un réactif sensible et rapide des impuretés de la gélose, à tel point qu'on pourrait par exemple l'utiliser pour contrôler le degré de purification de cette substance. On a vu, de plus, combien la qualité de gélose employée peut influer sur l'évolution du protonéma : jusqu'à inverser parfois certains résultats. Le lavage de la gélose en fibres, souvent employée dans les cultures, doit être très soigné, car les impuretés ne s'éliminent pas facilement. L'emploi direct, avec un stock homogène suffisant, d'une gélose bien purifiée industriellement comme le *Noble-agar*, semble être la méthode la plus pratique et la plus sûre pour les expériences courantes.

## CHAPITRE XIII

## EXAMEN DE QUELQUES PROBLÈMES RELATIFS A LA COMPOSITION DU MILIEU

Je me bornerai à l'examen de certains points concernant la composition de la solution minérale de culture. La souche SF sera seule employée. L'expérimentation sur les milieux A et B a déjà donné une idée de l'influence importante de la composition saline sur l'aspect du protonéma et sur son aptitude à former des bourgeons. Dans une note antérieure, j'ai eu l'occasion de souligner la différence des formes de croissance obtenues sur un milieu voisin de A et sur une décoction de terre (KOFLER, 1950). Dans le premier cas, le protonéma était dense et la forme caulonée peu distincte (moins que sur milieu A gélosé avec le stock d'*agar Noble* que j'ai employé ensuite). Dans le deuxième cas, au contraire, le protonéma était encore plus différencié que sur le milieu B : il s'agissait d'un milieu à la fois pauvre en sels et favorisant (peut-être par les substances humiques) le brunissement des membranes des stolons.

Les milieux classiques employés pour la culture des Mousses doivent induire aussi des formes de croissance diverses. Ne serait-ce que pour pouvoir comparer, entre eux et avec les miens, les résultats de certains auteurs, il est nécessaire de voir comment se comporte une même souche pure sur les milieux qu'ils ont utilisés.

Ces premiers essais n'épuiseront certainement pas la gamme des formes de croissance et la plasticité du protonéma. Afin de connaître sa tolérance aux variations de composition saline et l'importance relative morphogène ou physiologique des différents sels, d'autres expériences devront être faites.

En premier lieu, on pense à la concentration et à la nature du composé azoté dont l'influence, d'après PATSCHOWSKY, est prépondérante. Le

Source MNHN, Paris

rôle de l'ammonium doit être examiné plus particulièrement : les auteurs ne sont pas d'accord sur la qualité nuisible ou utile de ses effets sur le protonéma ; d'autre part, la grande différence que présentent des cultures sur milieux A et B provient uniquement de la présence ou de l'absence de nitrate d'ammonium dans le milieu, ce qui montre bien l'importance de l'ion $NH^{4+}$.

En second lieu, l'effet des variations de teneur en chacun des autres sels sera brièvement envisagé.

Pour se rendre compte de la signification des résultats obtenus, on étudiera au préalable les effets des variations de concentration globale du milieu. De cette façon, ayant comme témoin un milieu plus ou moins riche ou pauvre mais toujours de même composition, on pourra départager l'influence de la teneur absolue en tel ou tel corps et de sa proportion dans l'ensemble.

Enfin, le rôle de certains éléments oligodynamiques, qui s'est révélé remarquable, m'a conduit à entreprendre à leur sujet des expériences plus poussées.

### 1. — Cultures sur milieux de Marchal, de Pringsheim et de Knop.

Les formules de ces milieux ont été données au chapitre I, tableau I. La formule dite de Knop est celle qui a été utilisée par Bopp (Knop I du tableau). Comme cet auteur a gélosé la solution à 20 g/l, j'ai employé les concentrations de 12 et 20 g/l de *Noble-agar* (milieux notés respectivement K 12 et K 20). Les solutions de Marchal (M) et de Pringsheim (P) ont été gelosées seulement à 12 g/l. La comparaison a été faite avec les milieux A et B.

Le tableau 35 donne les mesures de diamètre effectuées, ainsi que le nombre de bourgeons par protonéma, compté au bout de 26 jours. La fig. 33 montre l'aspect de certaines des cultures au bout de 20 jours.

Tableau 35. — Croissance diamétrale du protonéma, exprimée en mm, et formation des bourgeons sur quelques milieux de culture classiques. Comparaison avec A et B. Explications dans le texte.

| Age | A | B | M | P | K12 | K20 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 22 jours | 21 | 42 | 23 | 16 | 17 | 10 |
| 26 jours | 24 | 50 | 32 | 21 | 20 | 17 |
| Nombre de bourgeons par protonéma en 26 jours : | 8 | 100 | 10 | 8 | 22 | 0,8 |

Le milieu B, bien qu'il produise une forme de croissance un peu plus maigre, est nettement le plus favorable : la rapidité d'extension y est la plus grande et l'apparition des bourgeons la plus precoce ; c'est le seul milieu qui, dans les conditions de culture, permette un recouvrement rapide et total de la surface gélosée par un gazon de plantes feuillées.

Le milieu A permet d'abord une vitesse de croissance plus élevée que M, P et K. Mais il est le seul à devenir toxique assez rapidement. Sur les autres milieux, la croissance se poursuit sans chute de vitesse au delà du 20e jour ; cependant, elle diminue plus tard et les cultures n'ont pas réussi à couvrir toute la surface qui leur était offerte.

Source MNHN, Paris

La toxicité de A n'est pas due à l'acidification elle-même. En effet, la solution de MARCHAL, approximativement neutralisée (pH 6,8-7) par addition de potasse avant la stérilisation, s'acidifie après celle-ci et, au bout de 20 jours, le pH du milieu gélosé, sur lequel est cultivé le protonéma, s'est abaisse à 4.8 sans qu'un effet toxique se manifeste.

Les mauvais résultats donnés ici par le milieu K gélosé à 20 g/l, sur

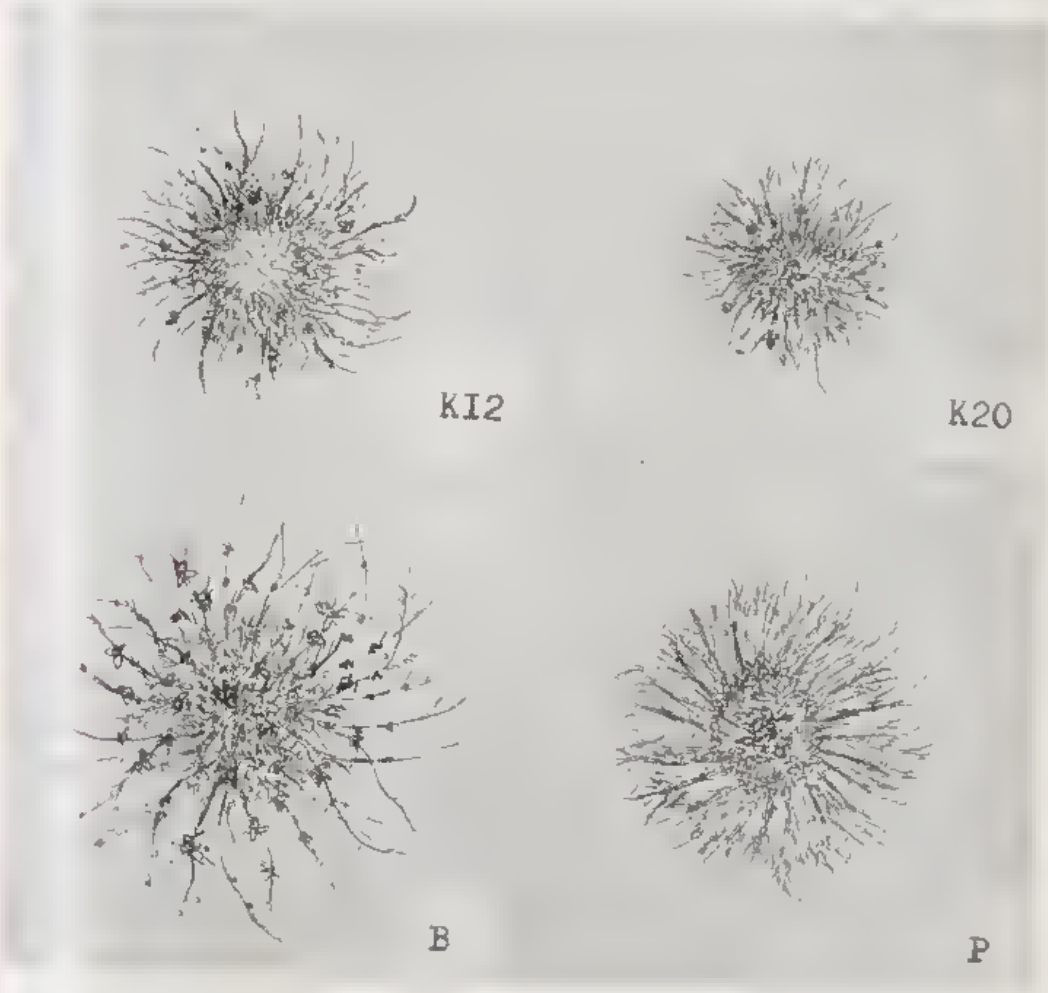



FIG. 33. — Aspect des protonémas, cultivés sur milieux $K_{12}$, $K_{20}$, B et P. Cultures 8 F de 20 jours, grandeur nature.

lequel BOPP a cultivé les protonémas avec succès (obtention de bourgeons en 18 jours), montrent à nouveau les inconvénients de la gélose dont le côle n'est pas neutre. J'interprète ce fait à la lumière des expériences décrites plus loin : le milieu de BOPP comporte des « traces » de fer et j'en ai sans doute ajouté une quantité (non dosée) assez faible pour que des effets d'inhibition se manifestent en présence d'une forte concentration en gélose *Noble*.

Les formes de croissance et l'aptitude au bourgeonnement sont différentes sur M, P et K 12, mais moins toutefois qu'on aurait pu s'y attendre.

Source MNHN, Paris

Sur M, le protonéma est relativement dense et homogène, caractère qui persiste tardivement, et il s'y manifeste une spiralisation dextre faible et tardive. Les bourgeons apparaissent à peu près comme sur A.

Sur P également, le protonéma est dense, mais il s'étend moins et le type caulonema est peu distinct. La forme de croissance d'ensemble rappelle celle de la souche G sur A. On peut noter, à la fin, une légère spiralisation dextre. Les bourgeons sont aussi peu nombreux que sur A. Les premiers apparaissent au centre du protonéma.

Sur $K_{12}$, le centre du protonéma est au contraire moins dense que les régions plus jeunes, de sorte qu'il est marqué par une tache plus claire. La forme caulonéma des stolons est assez bien différenciée. Il existe une faible spiralisation sénestre. Le milieu est plus favorable que A, M et P à la production des bourgeons. Ceux-ci sont approximativement disposés en rond de sorcière mais peut-être moins nettement que dans les cultures de Bopp, et on trouve parfois, en plus, quelques bourgeons proches du centre.

Dans les présentes conditions expérimentales, on retrouve donc à peu près le résultat obtenu par Bopp quant à l'emplacement des bourgeons, mais on ne retrouve pas les résultats de Sironval : sur le milieu de Marchal, je n'ai pas décelé de dégénérescence de la partie centrale du protonéma ni d'arrêt de croissance antérieur à la formation des bourgeons. Il est vrai que la formule de Marchal est mal précisée (voir chap. I) et qu'elle peut avoir été comprise de manière différente par différents auteurs.

### 2. — Variation de la concentration globale des solutions A et B.

Ainsi qu'on l'a vu (chap. XI) toutes les Funaires que j'ai cultivées, à l'exception de la souche TSJ, vivent et se développent normalement sur les milieux A et B dilués au 1/10. On a vu aussi que le protonema SF peut végéter sur un milieu extrêmement pauvre et, bien qu'avec une forme très maigre, peut même parfois s'y développer jusqu'à produire des bourgeons capables d'un début de croissance : c'est le cas rencontré dans les cultures sur gélose *Noble* additionnée d'eau distillée.

Je n'ai pas cherché à déterminer la résistance du protonema aux fortes pressions osmotiques, et je n'envisagerai que l'influence morphologique d'une gamme restreinte de concentrations : 1/10 – 1/5 – 1 – 2 – 5 fois celles des milieux A et B.

Dans le tableau 36 sont indiqués les diamètres des protonémas à des âges divers et le nombre des bourgeons visibles au bout de 18 jours, pour des milieux dérivés de A et B.

L'aspect des protonémas de différentes souches sur les milieux A et B dilués au 1/10 a été décrit au chapitre XI. Pour SF, la spiralisation sur A/10 est plus accentuée que sur A (pl. VII), sans toutefois aboutir aux formes très ramassées présentées par d'autres souches ; le protonéma est plus maigre, c'est-à-dire que les stolons sont moins nombreux que sur A, mais le diamètre reste à peu près le même. Pour un milieu encore plus dilué : A/20, l'aspect est le même sauf que la spiralisation est peut-être encore plus forte. La fig. 2 de la planche XII montre qu'au bout de deux mois la culture ne recouvre pas toute la gélose. Sur B/10, le

Source MNHN, Paris

protonéma, plus maigre que sur B, s'étend nettement moins vite, mais il finit tout de même par atteindre, au moyen de stolons espacés, le bord de la boîte de Pétri.

TABLEAU 36. — Diamètres en mm des protonémas cultivés sur concentrations échelonnées des milieux A et B. Nombre moyen de bourgeons visibles sur chaque protonéma (au grossissement × 10). Les flèches indiquent le sens de courbure des stolons. † protonémas morts.

| Milieu : | A/10 | A/5 | A | 5A |
|---|---|---|---|---|
| Ø : 14 jours | 15,5→ | 17→ | 18 | 12 |
| 17 » | 20 | 22 | 26→ | 18 |
| 27 » | 29 | 23† | 27† | 26 |
| Bourgeons en 18 jours : | 13 | 9 | 5 | 0 |

| Milieu : | A | 2A | 5A | B | 2B | 5B |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Ø : 13 jours | 9,5 | 9 | 7 | 13,5 | 14,5 | 8,5 |
| 14 » | 11 | 10,5 | 7,5 | 16 | 17 | 9,5 |
| 17 » | 16→ | 16→ | 13,5 | ←27 | ←26,5 | 16,5 |
| 20 » | 20 | 21 | 18,5 | 35 | 34,5 | 25 |
| 23 » | 21 | 24,5 | 25 | 43,5 | 46 | 35 |
| Bourgeons en 20 jours : | 4,5 | 2,5 | 2 | #100 | #100 | 20 |

Comparativement à A et B, la précocité d'apparition des bourgeons sur les milieux dilués au 1/10 est plus grande (A/10) ou à peu près équivalente (B/10). De plus, avec A/10 (ou A/20), les bourgeons sont plus nombreux et les feuilles deviennent vite normales (pl. XII, fig. 2). Si le nombre de bourgeons comptés sur B/10 est plus faible que sur B dans l'ensemble, cela peut être mis en rapport avec le moins grand nombre de stolons et la moindre extension du protonéma.

On trouve, pour la dilution au 1/5 des milieux A et B, un comportement du protonéma intermédiaire entre ceux décrits pour 1/10 et pour 1. Mais pour A/5 la mort peut survenir aussi tôt que sur A, tandis que A/10 paraît moins toxique. Il faut remarquer, toutefois, que le protonéma meurt encore plus vite sur A/10 que sur A lorsqu'on diminue la quantité totale du milieu disponible par protonéma. Le sens des résultats, pour ce phénomène, dépend donc à la fois du volume du milieu fourni, de sa concentration, et de la surface de protonéma formée.

En ce qui concerne les concentrations plus fortes, on ne trouve d'abord pas de différences sensibles de forme et de diamètre pour une variation du simple au double. Cependant le nombre de bourgeons formés est plutôt plus faible.

Pour les concentrations 5A et 5B (tableau 36 ; pl. VI ; pl. XII, fig. 3 et 4), on note d'abord une diminution très nette de la vitesse d'extension du protonéma. Cependant, pour 5A et A, les différences s'atténuent ensuite et, au bout de 20 à 25 jours, les cultures sur 5A rattrapent puis supplantent les autres, car le milieu devient en effet moins vite toxique. La forme du protonéma sur 5A est dense, plus étendue en hauteur et en profondeur que sur A ; elle ressemble à celle qu'on obtient sur A avec la souche G ou avec une forte concentration de gelose. A l'état

Source MNHN, Paris

jeune, le protonéma prend ainsi la forme d'un coussin rond, dense et vert foncé, puis, au bout de 17-20 jours, il devient étoilé avec une touffe centrale compacte. Sur 5B également, le protonéma est d'abord compact et il y fait suite une zone rayonnante.

*Aussi bien pour 5A que pour 5B, la spiralisation est faible* et tardive ou même nulle. Le type caulonéma des stolons n'est bien différencié que dans la zone rayonnante. *La production des bourgeons est nettement diminuée*, ce qui est frappant surtout si l'on compare les protonémas sur B et 5B. Les premiers bourgeons, qui peuvent naître avant que se réalise l'aspect étoilé, apparaissent très souvent au centre même du protonéma, soit en position normale, c'est-à-dire dressés, soit au contraire en position inverse et plongeant alors dans la gélose verticalement vers le bas lors de leur développement en tige feuillée.

En comparant dans leur ensemble les cultures faites à différentes concentrations de A, qui sont les plus intéressantes, on peut distinguer les caractères suivants :

1° plus le milieu est dilué, plus la forme caulonéma des stolons est nette et précoce. Ainsi, au bout de 18 jours, on note dans une observation :

A/10 : caulonéma typique brun-rougeâtre ;

A/5 : type moins marqué, membrane jaunâtre ;

A : membrane à peine teintée ;

5A : membrane incolore.

2° la spiralisation se fait d'autant mieux que le milieu est plus dilué. Les essais faits avec un milieu dilué au 1/20 ont montré une accentuation dans le même sens des caractères de A/10. Mais il doit cependant y avoir une limite, puisque, sur gélose additionnée d'eau distillée, il ne se produit pas de courbures des stolons.

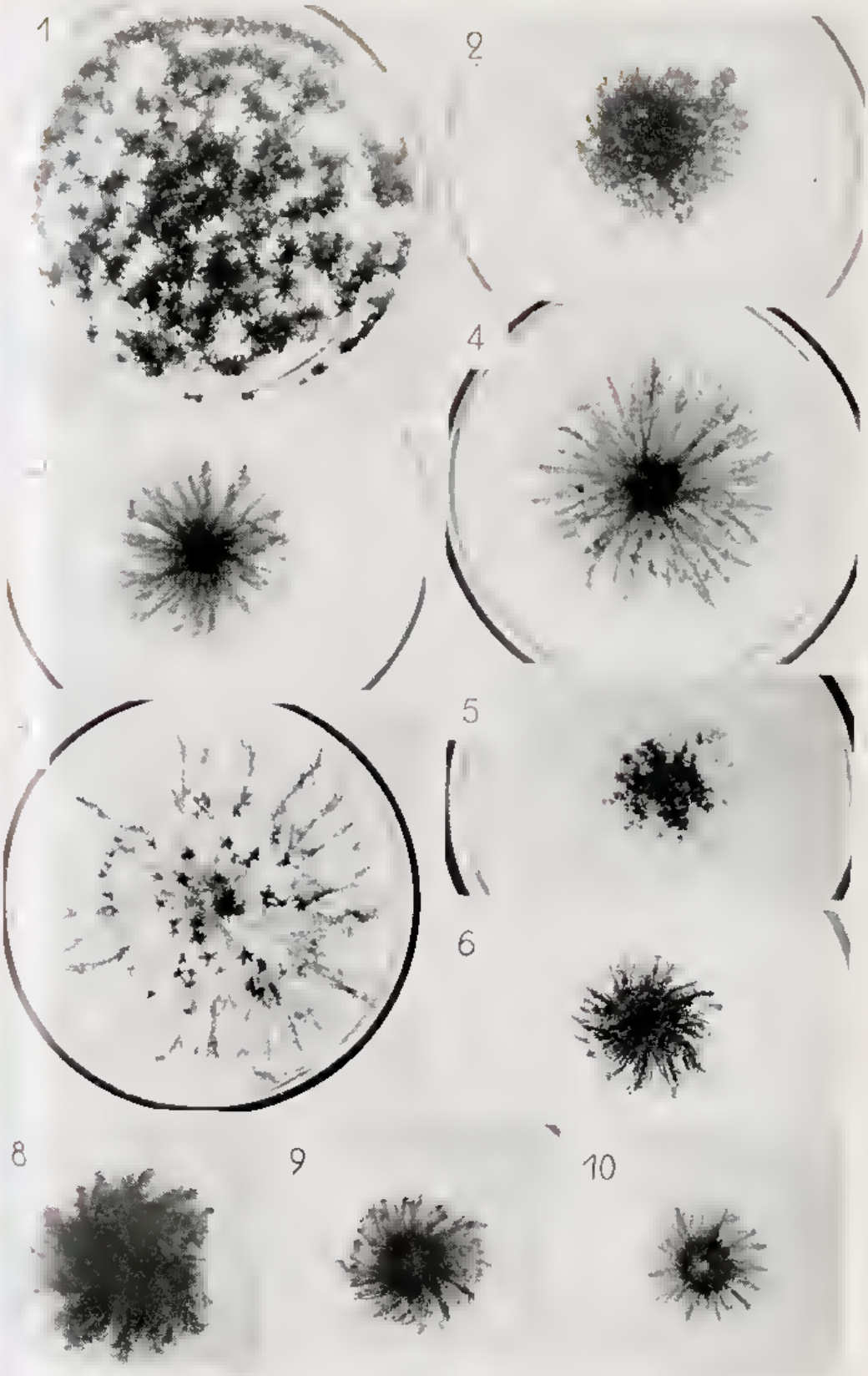
La spiralisation se fait plus difficilement sur les milieux plus concentrés. Sur ces derniers, le protonéma prend d'abord un aspect touffu et son extension est lente au début, ce qui est corrélatif du retard à l'apparition du type caulonéma.

---

PLANCHE XII. — Influence de la composition du milieu. Souche SF :

FIG. 1 et 2. Cultures de 2 mois : 1. Sur milieu B. Le protonéma recouvre toute la gélose. Nombreux gamétophores, également répartis. 2. Sur milieu A/20. Le protonéma occupe une surface réduite d'où partent quelques stolons rayonnants. Les gamétophores, nombreux et bien développés (mais moins grands toutefois que sur 1) sont très serrés. — FIG. 3 et 4 : Cultures de 27 jours sur milieux 5A et 5B. A la zone centrale compacte fait suite une zone à stolons rayonnants, moins dense. Pas de spiralisation. Peu de bourgeons, et ceux qui existent sont petits. Le protonéma sur 5A est encore vivant et son diamètre dépasse celui qu'il atteint sur A (cf. fig. 9). — FIG. 5 : Culture de 40 jours sur milieu B gélosé au *Noble-agar* et dépourvu d'oligo-éléments. Protonéma peu étendu, avec des bourgeons nombreux mais encore petits. — FIG. 6 : Cultures de 25 jours sur milieu A modifié par réduction au 1/10 de la concentration en phosphates. Pas de différence de forme avec la culture sur A, fig. 9. — FIG. 7 à 10 : Cultures de 25 jours. Influence du nitrate d'ammonium ajouté à différentes concentrations au milieu B : 7. 0,005 g/l. Pas de différence avec B. On remarque sur ce protonéma une zonation très marquée (sans rapport avec la composition du milieu particulier employé) : les bourgeons sont disposés en rond de sorcière et d'autres gamétophores plus âgés sont dispersés à l'intérieur de ce cercle ; on distingue aussi une zone centrale un peu plus compacte. Spiralisation peu nette. 8. 0,05 g/l. Protonéma très touffu à spiralisation dextre. 9. 0,5 g/l (milieu A). Spiralisation dextre bien visible. 10. 2,5 g/l. Croissance plus faible. Forme non spiralée. Pas de bourgeons visibles. Photographies en vraie grandeur.

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

3° la dilution favorise aussi dans une certaine mesure la production des bourgeons. L'augmentation de concentration la diminue.

### 3. — Variation de la teneur en nitrates.

Puisque les deux sources d'azote, ion $NO^{3-}$ et ion $NH^{4+}$, présentes dans le milieu A, ne sont pas du tout équivalentes pour la plante, il y a plusieurs manières de faire varier la teneur en azote de la solution et il faut s'attendre à des résultats différents.

*Si l'on supprime le nitrate de calcium de la solution A*, on ne constate aucun effet morphologique sur les cultures, et cela pendant au moins 1 jours. La suppression du calcium (qui d'ailleurs est peut-être fourni par la gélose) ne paraît pas jouer, au moins pendant la brève durée des cultures. Les protonémas ont même aspect, même diamètre, présentent la même courbure spiralée et forment peu de bourgeons. Toutefois, la baisse du pH est plus précoce et il atteint déjà 4,6 au bout de 10 jours, sans que le milieu paraisse pour cela beaucoup plus toxique (jaunissement sensible le 20 ou 21e jour).

*Si l'on réduit au* 1/10 *le nitrate de calcium dans la solution B*, le changement produit dans les cultures est faible. Le protonéma est un peu plus maigre mais le diamètre reste le même, tout au moins dans les limites de précision des mesures. On ne peut noter non plus de différence significative dans la production des bourgeons. L'effet morphologique est en somme peu sensible et n'est pas comparable à celui que provoque une dilution au 1/10 de l'ensemble du milieu.

*Si l'on double la concentration en nitrate de calcium*, il ne se produit rien de particulier non plus, pas plus dans le milieu A que dans le milieu B.

On sait au contraire l'influence prépondérante de la *suppression du nitrate d'ammonium dans le milieu A*, ce qui correspond à la formule de B. Il semble donc que le protonéma consomme plus volontiers $NO^3NH^4$ que $(NO^3)^2Ca$ et pour le premier sel, ainsi que le montre l'acidification du milieu, $NH^{4+}$ pénètre plus vite dans les cellules que $NO^{3-}$. Le phénomène est classique pour les plantes supérieures (Prianichnikov, 1921). Mousse (1956) a montré aussi pour les Chlorelles, que $NH^{4+}$ peut être totalement absorbé avant que $NO^{3-}$ commence à l'être.

Pour l'ensemble de la croissance et du développement, la présence d'ammonium est néfaste dans les conditions où j'ai opéré. Peut-être en est-il autrement si l'on emploie le *nitrate d'ammonium à des concentrations différentes*, ou bien une *autre source d'ammonium*, en particulier un sel dont l'anion est celui d'un acide faible, comme le *tartrate*.

Au cours d'expériences successives, les milieux suivants ont été comparés entre eux :

| | | |
|---|---|---|
| B | | |
| B + 0,005 g/l | $NO^3$ $NH^4$ | noté 1/100 am |
| B + 0,05 g/l | » | » 1/10 am |
| B + 0,1 g/l | » | » 1/5 am |
| A | | |
| B + 2,5 g/l | » | » 5 am |
| B + 0,5 g/l | tartrate neutre d'ammonium | » tartr. |

Source MNHN, Paris

Les résultats de deux expériences sont consignés dans le tableau 37 et sur le graphique fig. 34.

TABLEAU 37. Influence du nitrate d'ammonium et du tartrate neutre d'ammonium. La notation des milieux est expliquée dans le texte.

| Milieu : Age en jours | 5 am | 1/10 am | 1/100 am | B |
|---|---|---|---|---|
| 11 | 5 | 11,8 | 12,6 | 12,7 |
| 14 | 10,4 | 18,5→ | 23 | 22,5 |
| 18 | 16,7 | 24 | ←38 | ←37,2 |
| 22 | 19,2 | 26 | 50 | 51 |
| Bourgeons par protonéma, en 22 jours, vus à la loupe × 10 | 0,4 | 30 | 50 | 45 |

| Milieu : Age en jours | A | 1/5 am | 1/10 am | Tartr. | B |
|---|---|---|---|---|---|
| 10 | 4,7 | 5,5 | 5,5 | 9 | 7 |
| 13 | 9,5 | 13 | 13 | 16,5 | 16,5 |
| 18 | 16,5 | 19 | 20 | 28 | 30 |
| 21 | 19 | 21 | 23 | 35,5 | 36 |
| 25 | 21 | 23,5 | 25 | 42 | 44 |
| 28 | 22 | 25,5 | 26 | 44,5 | 47 |
| 30 | | | | 45 | 50 |
| 36 | 22 | 28 | 33 | 45† | 50 |
| Bourgeons par protonéma, en 25 jours, vus à la loupe × 10 | 23 | # 60 | # 100 | 36 | # 100 |

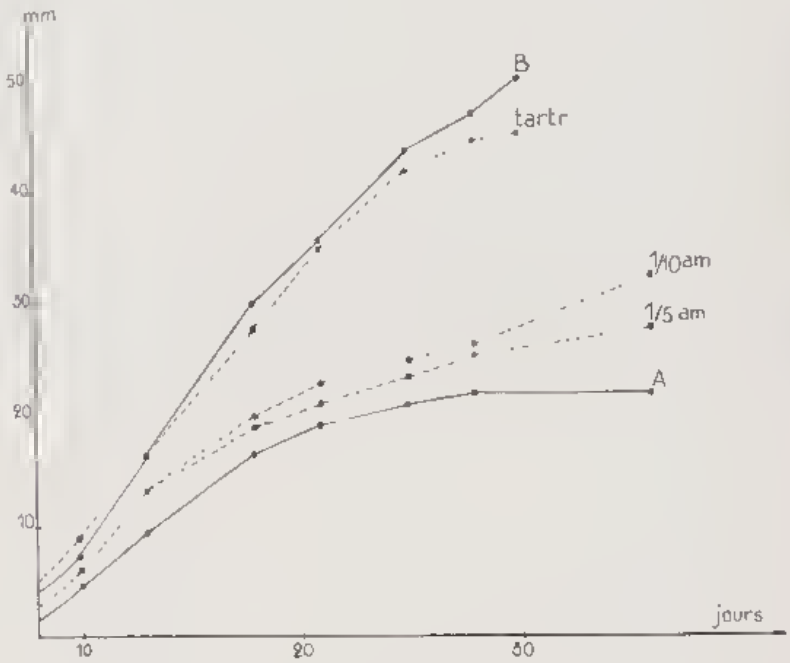



FIG. 34. — Influence d'un sel d'ammonium sur la croissance diamétrale du protonema. Milieux : A ; B ; 1/5 am = B + 0,1 g/l $NO^3 NH^4$ ; 1/10 am = B + 0,05 g/l $NO^3 NH^4$, tartr. = B + 0,5 g/l tartrate neutre d'ammonium (données du tableau 37).

Source MNHN, Paris

La croissance sur 5 am (pl. XII, fig. 10) est retardée dès le début ; les cultures ressemblent à celles effectuées sur A mais la forme spiralée n'apparaît pas. La longévité est augmentée et le nombre de bourgeons formés est très faible. On retrouve là des caractères qui existent en général pour les fortes concentrations salines.

Une proportion élevée de nitrate d'ammonium n'est en tout cas pas toxique ; elle l'est moins que des concentrations plus faibles qui permettent une extension plus grande des stolons.

La croissance diamétrale augmente lorsque la teneur en $NO^3NH^4$ diminue. On peut dire la même chose pour le nombre et la croissance des bourgeons. Sur 1/10 am, ils se développent toujours un peu plus lentement que sur B mais leurs feuilles deviennent vite normales. Sur 1/100 am, le protonéma possède les mêmes caractères que sur B. Aucun effet favorable de $NO^3NH^4$ n'a été mis en évidence, quelle que soit la dose employée. Pour ces deux phénomènes : croissance des stolons et formation des bourgeons, on retrouve, en diminuant la concentration en $NO^3NH^4$, des variations parallèles à celles qu'on obtient en diminuant la concentration globale du milieu.

Mais ce parallélisme n'existe pas en ce qui concerne la forme et la vigueur du protonéma.

Si le milieu 1/100 am induit les mêmes aspects que B, on trouve sur 1/10 am (pl. XII, fig. 8) des protonémas très différents à la fois de B, de A et de A/10 : ils sont vert foncé et touffus ; la spiralisation, toujours dextre, est faible ; les stolons sont cachés jusqu'à leur extrémité par les abondants rameaux aériens. La longévité est grande.

Les protonémas cultivés sur 1/5 am sont intermédiaires par tous leurs caractères entre les cultures sur A et sur 1/10 am.

*Plus que la teneur absolue de la solution en nitrate d'ammonium, les proportions dans lesquelles ce sel intervient sont donc très importantes du point de vue morphologique.* Au contraire, l'effet du nitrate de calcium est très peu sensible. Une expérience complémentaire le montrera encore : si l'on réduit au 1/10 la teneur totale du milieu A en nitrates, on obtient les mêmes résultats qu'en réduisant seulement la teneur en $NO^3NH^4$.

Sur tartr., le protonéma est encore plus touffu que sur 1/10 am, tout en ayant une croissance superficielle aussi forte que sur B. La spiralisation, très faible, paraît sénestre. Cependant le milieu au tartrate provoque une mort au moins aussi rapide que sur A. On constate d'ailleurs que l'acidification a eu lieu comme pour A. Il n'est pas sûr toutefois que l'acidité elle-même du milieu soit responsable de la mort ; on a vu que le milieu de Marchal, à pH 1,8, ne paraît pas toxique. On doit peut-être envisager des déséquilibres ioniques plus compliqués ou une toxicité propre de l'ion $NH^4$, ainsi que le suggérait déjà Pringsheim (1920).

D'autre part, sur tartr., la formation des bourgeons est bien moins active que sur B et même 1/10 am. Il y a peut-être là un effet de l'acidité du milieu. Mais il semble qu'il existe aussi, comme l'a montré Pats-chowsky, un balancement entre vigueur du protonéma aérien d'une part, et développement d'autre part.

En tout cas, aucun des milieux précédents, sauf B, ne permet l'extension pratiquement indéfinie du protonema sur la surface gélosée, et,

Source MNHN, Paris

en fin de compte, son recouvrement par des plantes feuillées : on peut donc reconnaître une *action morphogénétique importante de l'ammonium*, ainsi qu'une *action favorable des doses faibles sur la croissance globale du protonéma* mais je n'ai pu mettre en évidence qu'une *action défavorable sur le développement*.

### 4. — Variation de concentration ou suppression de certains autres sels dans le milieu.

J'ai réduit au 1/10, doublé, ou parfois annulé la concentration des sels suivants dans les milieux A et B :

$SO^4K^2$
Ensemble des phosphates
$SO^4Mg, 7H^2O$

La réduction au 1/10 ou le doublement de la teneur en *sulfate de potassium* n'a pas eu d'effet sensible durant 25 jours au moins, si ce n'est, avec A, une légère augmentation de la croissance et du bourgeonnement dans le deuxième cas. Ces opérations ont d'ailleurs peu d'importance puisqu'elles modifient peu la concentration en ions $SO^{4--}$ et $K^+$, présents dans d'autres sels.

En ce qui concerne les *phosphates*, l'augmentation de leur concentration relative semble favoriser le bourgeonnement et, pour A, le diamètre définitif est plus grand (tableau 38). Dans ce dernier cas, il faut songer à l'augmentation du pouvoir tampon, qui diminue peut-être la toxicité du milieu. La réduction des phosphates au 1/10 (pl. XII, fig. 6) diminue au contraire le nombre des bourgeons.

Tableau 38. — Diamètres des cultures sur A et sur A modifié.
2 $PO^4$ : double dose de phosphates. 1/10 Mg : réduction au 1/10 de la teneur en $SO^4$ Mg. 0 Mg : suppression de $SO^4$ Mg. A : témoin.

| Age | 2 $PO^4$ | 1/10 Mg | 0 Mg | A |
|---|---|---|---|---|
| 14 jours | 15,9 | 15,5 | 13 | 13,1 |
| 20 jours | 26 | 20,6 | 20 | 19,5 |
| Bourgeons visibles à l'œil nu le 21e jour (par protonéma) | | | | |
| | 3 | 8 | 6 | 1,5 |

Rien de spécial ne se produit lorsqu'on double la teneur en *sulfate de magnésium*. Si on la réduit au 1/10 ou si l'on supprime le sel, les cultures B sont plus maigres ; les cultures A plus riches en bourgeons.

Ainsi, les solutions employées peuvent subir des variations notables de leur composition en permettant toujours une croissance et un développement normaux. Les changements portent sur l'aspect, la vitesse de croissance, l'aptitude caulogène. La forme elle-même n'est cependant pas très altérée ; en particulier, la spiralisation ne change pas de sens. Dans les résultats précédents, rien n'est comparable à l'effet morphogénétique puissant de l'ammonium.

La formule du milieu B, très favorable, ne paraît pas pouvoir être beaucoup améliorée, si ce n'est, peut-être, en augmentant sa teneur en phosphates.

Source MNHN, Paris

La suppression complète du magnésium n'a pas entraîné de manifestations précoces d'intolérance. Il n'y a pas eu d'anomalies de croissance ou de développement, ni de dégénérescence du protonéma, au moins pendant les 25 ou 30 jours d'expérimentation. Compte tenu de ce que les cultures de BECQUEREL et SERVETTAZ évoluaient beaucoup plus lentement que les miennes, mes résultats ne concordent pas avec les leurs. D'après le premier auteur, en particulier, les protonémas cultivés en l'absence de magnésium meurent après avoir donné quelques filaments. Il s'agissait, il est vrai, d'autres genres de Mousses (*Atrichum*, *Brachythecium*), et surtout de cultures sur milieu non gélosé. Or la gélose peut être éventuellement une source de magnésium.

Cependant, lors des premières séries d'expériences que j'ai faites, j'ai obtenu, en réduisant ou annulant la concentration en $SO^4Mg$ dans le milieu A, une forte inhibition de croissance comparable à celle dont il va être question lorsqu'on supprime la solution de HELLER. Ce phénomène provenait peut-être de précipitations fortuites dans le milieu. Il ne traduisait évidemment pas une carence en magnésium.

### 5. — Influence des éléments oligodynamiques.

*La suppression de la solution de* HELLER *dans chacun des deux milieux A et B entraîne une inhibition très forte et immédiate de la croissance.*

La germination elle-même paraît assez peu influencée, au moins lorsqu'il s'agit d'ensemencements en masse. On note, par exemple, les durées de germination suivantes pour les spores d'une même capsule :

Sur A : D = 19 h 30
Sur A sans solution de Heller : D = 21 h

Mais, dans les cultures monospores, le tube germinatif est un peu gonflé et sa croissance est tout de suite lente.

Si le milieu est gélosé avec le *Noble-agar*, le calibre des filaments devient plus régulier ; ils croissent d'une manière lente et prolongée, en se ramifiant. A l'inverse de ce qui se passe avec le milieu complet, il n'y a pas de stolons durablement rampants, car ils plongent très vite. Les filaments aériens se recourbent au bout d'un certain temps et plongent aussi dans la gélose, formant des sortes d'arceaux. Le protonéma reste bien vert et peut donner des bourgeons au bout d'un temps assez long, de l'ordre d'un mois (pl. XII, fig. 5).

Si le milieu est gélosé au *Purified-agar*, l'inhibition est beaucoup plus forte et l'aspect des filaments est pathologique : certaines germinations meurent. Les autres produisent de petits protonémas ramifiés à cellules courtes, plus ou moins intercalées de cellules globuleuses.

Avec le *Bacto-agar*, la croissance est meilleure mais tout de même ralentie dès le début.

Voici les valeurs du diamètre obtenues dans une expérience, au bout de 22 jours :

| | A | A sans solution de Heller |
|---|---|---|
| *Purified-agar* | 26 | < 2 |
| *Noble-agar* | 27 | 8 |
| *Bacto-agar* | 32 | 18, avec quelques bourgeons. |



Source MNHN, Paris

On a vu (chap. XII) que le *Bacto-agar* à lui seul permet une extension normale du protonema. Les milieux A et B, privés d'oligo-éléments et gélosés au *Bacto-agar* s'avèrent plutôt moins favorables à l'extension du protonema que l'eau seule gélosée au *Bacto-agar*.

Il vient d'abord à l'idée que, dans l'effet produit par la suppression des éléments oligodynamiques, c'est l'absence de fer qui doit être mise en cause. J'ai donc réalisé des cultures sur les 8 milieux suivants :

Solutions A et B dépourvues d'oligo-éléments (notées A-ol et B-ol) gélosées au *Purified-agar* et auxquelles sont ajoutés :

| | | |
|---|---|---|
| $(SO^4)^3Fe^2$ à la concentration | | $10^{-5}$ |
| » | » | $10^{-6}$ |
| $Cl^3Fe, 6\ H^2O$ | » | $10^{-5}$ |
| » | » | $10^{-6}$ |

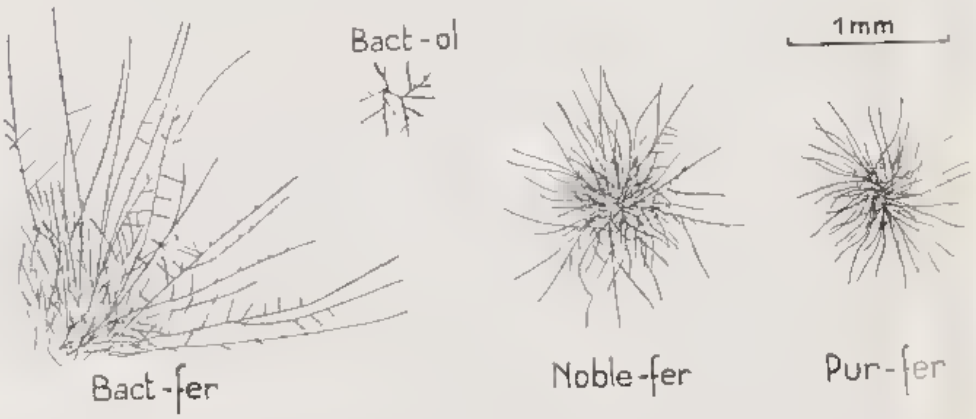



FIG. 35. — Influence des éléments oligodynamiques sur la croissance. Protonémas de 7 jours. Bact-ol : milieu A sans éléments oligodynamiques, gélosé au *Bacto-agar*. Bact-fer, Noble-fer, Pur-fer : milieux A pourvus des éléments oligodynamiques habituels, sauf le fer, et gélosés respectivement au *Bacto-agar*, au *Noble-agar* et au *Purified-agar*.

Les résultats sont les mêmes, qu'on emploie le sulfate ou le chlorure ferrique. A la concentration $10^{-5}$, la croissance se fait à peu près comme sur les milieux A et B complets, bien qu'il y ait une légère différence en faveur de ces derniers. A la concentration $10^{-6}$, la croissance est déjà nettement ralentie. Or j'ai obtenu antérieurement de bons résultats avec cette même concentration en sulfate ferrique (KOFLER, 1956) alors que, ne cherchant pas à définir très précisément le milieu de culture, je n'avais pas pris garde à la pureté des produits employés. La gélose (stock ancien de *Noble-agar*, *Bacto-agar*) et les sels pouvaient donc apporter certains éléments oligodynamiques à l'état de trace.

Mais il est impossible que ces impuretés aient amené le complément de fer suffisant, qui est de l'ordre de 1 cg/litre. Il s'agit plutôt d'autres oligo-éléments synergiques. La preuve en est, d'ailleurs, que la solution de Heller contient du perchlorure de fer à la concentration de $10^{-6}$ seulement et qu'elle convient parfaitement à la croissance.

J'ai alors cherché à savoir si les autres oligo éléments de la solution ne pourraient pas complètement remplacer le fer. L'expérience, faite

Source MNHN, Paris

avec le milieu A privé uniquement de fer et gélosé avec les trois sortes d'agar, vérifie cette supposition d'une manière très nette (fig. 35). *La croissance est tout à fait normale en l'absence de fer, pourvu qu'on fournisse d'autres oligo-éléments.*

Ce n'est donc pas une carence particlle en fer qu'on a mise en évidence puisque l'apport de fer n'est pas indispensable (cf. LAVOLLAY, 1955).

J'ai cherché ensuite si l'un des sels contenus dans la solution oligodynamique pouvait suffire à lui seul à compenser l'absence de fer.

Les solutions B-ol gélosées avec le *Purified-agar* ont servi de milieu de base. Elles ont été additionnées de

$SO^4Zn, 7H^2O$ à la concentration $10^{-6}$
ou $SO^4Cu, 5H^2O$ » » » $3.10^{-8}$ ou $10^{-7}$
ou $SO^4Mn, H^2O$ » » » $10^{-7}$
ou $BO^3H^3$ » » » $10^{-6}$

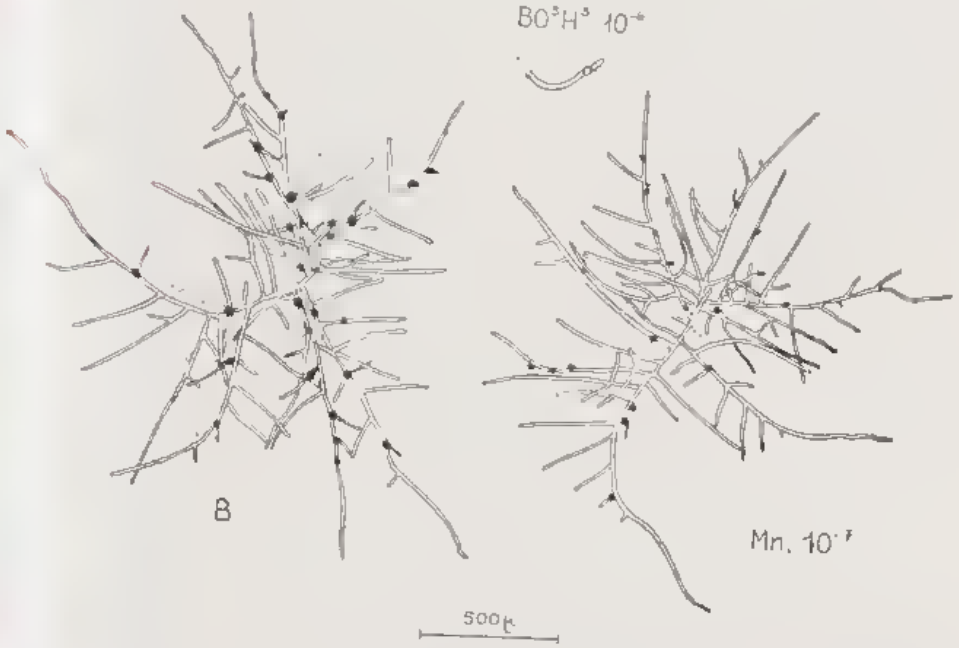



FIG. 36. — Action du manganèse sur la croissance. Protonémas âgés de 5 jours ½, cultivés sur milieux gélosés au *Purified-agar*. $BO^3H^3$. $10^{-6}$ : milieu B privé de solution de Heller, sauf l'acide borique. Mn. $10^{-7}$ : milieu B privé de solution de Heller sauf le manganèse. B : milieu B complet.

En présence des seuls éléments Zn, Cu ou B, le protonéma se comporte comme en l'absence totale de substances oligodynamiques.

*En présence du seul manganèse, la croissance et le développement sont tout à fait normaux et il n'y a pas de différence avec le milieu témoin B, au moins pendant un mois.*

La fig. 36 montre combien l'action du manganèse est précoce.

Étant donnée la forte quantité de fer nécessaire pour compenser l'absence de Mn, on peut suspecter le sel de fer d'agir par des traces de manganèse qu'il contiendrait. Je n'ai pas vérifié cette hypothèse, mais un

Source MNHN, Paris

examen spectrographique (1) a au moins mis en évidence la contamination par Mn des sels de fer que j'employais.

Une autre épreuve a encore été faite pour confirmer le rôle du manganèse. J'ai comparé les milieux suivants, gelosés au *Purified-agar* :

eau pure
solution à $10^{-7}$ de $SO^4Mn$, $H^2O$
B, complet.

Là encore, l'influence du manganèse est sensible dès les premiers jours. Sur le deuxième milieu, les filaments germinatifs s'allongent en effet normalement et assez rapidement, quoique moins que sur B (fig. 37).

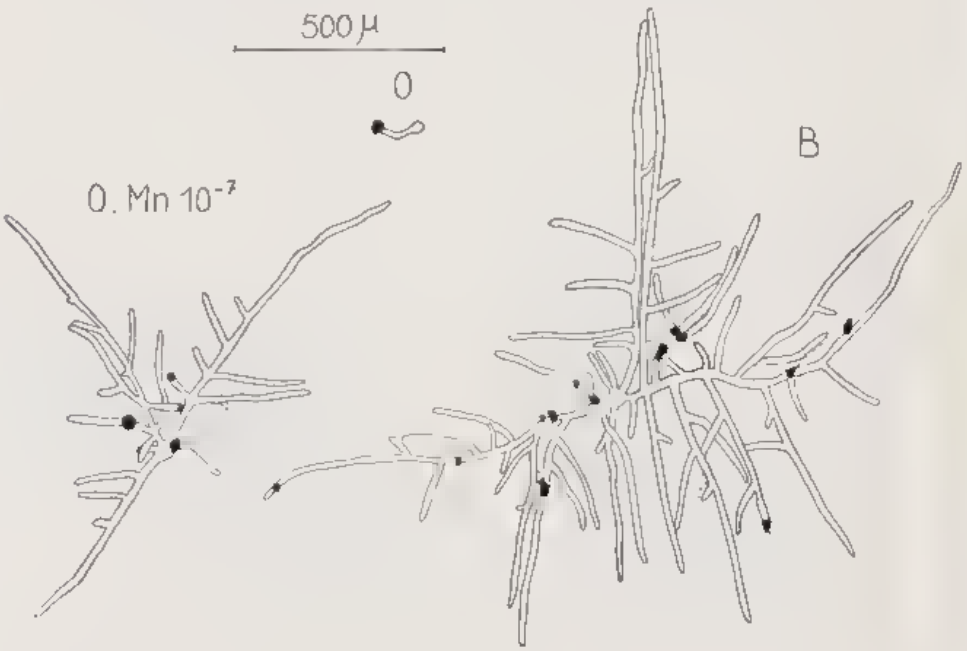



FIG. 37. — Action du manganèse sur la croissance. Protonémas de 5 jours. B : témoin sur milieu B standard. O : culture sur eau et *Purified-agar*. O. Mn $10^{-7}$ : culture sur eau et *Purified-agar* additionnés de sulfate de manganèse à la concentration $10^{-7}$.

Au bout de 12 jours, on a, pour les diamètres moyens des protonémas, les valeurs suivantes :

| | |
|---|---|
| eau : | $<$ 1 mm |
| eau + $So^4Mn$ : | 7 mm |
| B : | 13 mm |

Sur le second milieu, le protonéma présente des filaments bien régulièrement radiés et ramifiés mais pauvres en rameaux aériens ; il rappelle, en beaucoup plus maigre, la forme obtenue sur B/10. La déficience du milieu en éléments plastiques entraîne évidemment cet aspect étiolé. Mais il n'y a pas d'inhibition de croissance comparable à celle qui se produit sur eau pure gélosée.

(1) Examen effectué au Laboratoire d'Électrochimie de Grenoble par M. E. BONNIER, que je remercie vivement.

Source MNHN, Paris

Les auteurs qui n'ont pas reconnu la nécessité d'un apport d'oligo-éléments aux cultures de Funaire en milieu gélosé, ou qui ont employé seulement des « traces de fer », ont vraisemblablement travaillé avec des produits impurs qui contenaient du manganèse disponible, ou peut-être d'autres éléments actifs encore indéterminés.

### Effets du voisinage dans les cultures polyspores.

Envisageons maintenant ce qui se passe dans les cultures provenant d'ensemencements massifs.

Lorsque le milieu est favorable, l'influence des spores les unes sur les autres se traduit d'une manière peu distincte sur la germination et le début de la croissance. On ne voit pas de différence, dans une boîte de Pétri irrégulièrement ensemencée, entre les jeunes protonémas serrés et ceux qui sont épars.

Sur un milieu dépourvu (ou presque dépourvu) de sels disponibles, comme l'eau gélosée à l'agar purifié, la différence est au contraire énorme, ainsi que l'a montré l'expérience relatée à la fin du précédent chapitre.

*Sur le milieu A ou B privé d'oligo-éléments*, le phénomène d'influence, moins important que dans le 2e cas, est tout de même beaucoup plus net que dans le 1er : l'*inhibition précoce de la croissance apparaît chez les germinations clairsemées, tandis que les protonémas des groupes denses* croissent plus normalement (pl. XIV, fig. 1).

L'absence d'étiolement est la raison pour laquelle le contraste est moins frappant qu'avec l'eau gélosée. Mais l'étiolement n'est sans doute qu'un phénomène surajouté, dû à ce que les filaments croissent dans un milieu dépourvu (ou presque) d'éléments plastiques. Si l'on en fait abstraction, il reste que les spores exercent les unes sur les autres une sorte d'action favorisante, rendant possible l'élongation normale et remédiant au manque de manganèse. L'interaction a lieu aussi bien dans le cas des milieux A-ol et B-ol que dans le cas de l'eau gélosée seule.

De quelle nature peut être cette action ?

La présence ou l'absence des divers sels nutritifs ne paraît pas la modifier. D'autre part, on pourrait s'attendre à ce que les spores voisines se concurrencent pour l'absorption de faibles traces de manganèse contenues dans le milieu et renforcent ainsi le phénomène de carence. Or, c'est le contraire qui se produit.

Une hypothèse plausible est que le phénomène concerne les échanges d'ions entre la spore et le milieu : émission d'ions utiles aux autres spores ou absorption, partagée entre les spores, de traces d'ions toxiques. Il se pourrait aussi que les spores laissent diffuser des facteurs de croissance organiques.

### Rôle de la gélose

La nature colloïdale de la gélose, ses propriétés d'échangeurs d'ions, font suspecter sa neutralité dans les troubles de croissance considérés. Il est possible qu'elle possède des points de fixation de cations, capables de bloquer des traces d'éléments indispensables, ou même de provoquer une déplétion de la spore en éléments essentiels.

Source MNHN, Paris

On connait déjà l'effet toxique de certains chelats sur les spores de *Neurospora* : Sussman (1951) a montré qu'en présence d'acide éthylènediamine-tétraacétique les spores activées perdent 60 % de leur potassium (1).

J'ai donc fait des ensemencements oligospores ou monospores *sur milieux liquides* : solutions A et B privées d'oligo-éléments et solutions A et B complètes pour comparaison.

Le résultat des cultures montre qu'en l'absence de solution oligodynamique la croissance se produit, au moins approximativement, comme chez les témoins sur A ou B liquide.

Ainsi *la gélose intervient bien dans le mécanisme de cette inhibition de croissance.*

Mais cela ne suffit pas à décider du mécanisme d'interaction spores-sels-gélose, et encore moins à comprendre comment les spores agissent les unes sur les autres. Un effet purement physique n'est pas exclu : sur milieu gelosé, les spores isolées sont entourées d'une mince gaine liquide tandis que les spores serrées sont englobées dans une nappe liquide continue. Cela suffit peut-être à créer, pour les secondes, les mêmes conditions que réalise le milieu entièrement liquide.

Ces phénomènes complexes réclament une étude approfondie. J'ai à peine effleuré les problèmes qu'ils posent mais il fallait les signaler, en raison de leur intérêt.

## CHAPITRE XIV

## DISCUSSION DE QUELQUES PROBLÈMES RELATIFS A LA CROISSANCE ET AU DÉVELOPPEMENT DU PROTONÉMA

### 1. — Continuité de la croissance.

Les mesures précises d'allongement des stolons, effectuées en condition standard avec la souche SF, n'ont montré aucun arrêt ni aucune diminution de vitesse qui puissent avoir une signification dans le développement. La baisse de croissance observée sur le milieu A n'est qu'un phénomène pathologique précurseur de la mort totale du protonéma.

Pour les protonémas dont la périphérie est peu touffue, comme il arrive par exemple sur le milieu B, et où *la naissance des bourgeons* peut être observée sur le filament dont on mesure l'allongement quotidien, on voit que cette organogenèse *n'apporte pas de perturbation dans la courbe de croissance des stolons porteurs.*

Paliers et ruptures de pente dans la courbe d'allongement des stolons ne sont donc pas obligatoires dans l'évolution normale du protonéma

(1) Cette action est d'ailleurs indirecte puisque K + n'est pas complexé par l'EDTA, et que les ions Ca + +, complexables, neutralisent son action toxique.

Source MNHN, Paris

*La croissance du protonéma primaire s'arrête-t-elle fatalement au bout d'un certain temps, ou peut-elle indéfiniment continuer* si le milieu est offert en quantité suffisante ? D'après les expériences faites, il n'y a *pas de réponse générale.*

Sur le milieu B standard, les protonémas SF se sont toujours étendus jusqu'à toucher les parois de la boîte de culture (boîte de 9 cm de diamètre au maximum). Ce faisant, ils ont conservé leur même forme spiralée sénestre, de sorte que, lorsqu'ils atteignent les bords des grandes boîtes, ils sont homothétiques des protonemas cultivés en petites boîtes. Il s'agit bien là de l'extension du protonema et non du drageonnement des rhizoïdes secondaires. Parmi ceux-ci, très peu sont rampants et leur direction habituelle est très plongeante.

Même en écartant les milieux riches en nitrate d'ammonium, qui deviennent toxiques, on voit que les protonémas SF ne couvrent pas toujours la totalité de la surface qui leur est offerte.

Sur des milieux pauvres, par exemple, la croissance superficielle du protonéma diminue et cesse pratiquement, sans pour cela que les stolons meurent. Mais la raison de cet arrêt pourrait encore être supposée accidentelle : épuisement du milieu en certains éléments ou même, pour les cas de croissance lente, modification physique du milieu (évaporation...) qui le rend impropre.

D'autres souches ont un « pouvoir recouvrant » moindre que SF. La souche TSJ par exemple, même sur milieu B, ne continue à croître que par quelques stolons. Dans certains cas particuliers, comme celui de la souche ATH sur milieu A/10, le recouvrement du milieu est très faible et les stolons très courbés s'arrêtent de croître au bout d'un certain temps.

On ne peut guère, alors, attribuer l'arrêt de croissance à un simple épuisement du milieu. Car si l'on en offre au protonéma un volume plus important, il ne s'accroît pas plus. D'autre part, les gamétophores continuent à grandir et à développer leurs feuilles et leurs rhizoïdes.

Une hypothèse plausible pour expliquer l'arrêt de croissance des stolons est d'admettre que le protonéma lui-même inhibe sa propre croissance par modification locale du milieu, soit en changeant la composition minérale, soit en laissant diffuser des facteurs inhibiteurs de nature organique (Gorton et Eakin). La spiralisation des stolons, qui les empêche de s'écarter de la masse dense du protonéma permettrait à cette influence de jouer, dans le cas d'ATH au moins.

Il ne semble pas qu'on puisse invoquer une corrélation d'inhibition entre gamétophores et protonéma primaire, qui provoquerait fatalement l'arrêt de croissance de ce dernier suivant une nécessité interne. En effet, on conçoit mal qu'une telle corrélation se manifeste sur certains milieux et pas sur d'autres (milieu B) qui cependant permettent une bonne croissance des gamétophores.

### 2. — Longévité des filaments.

On sait qu'il y a des Mousses à protonéma durable (*Ephemeropsis*) c'est-à-dire dont le protonéma vit aussi longtemps que le gamétophore. Mais, en général, sous un gazon naturel de Mousses, le protonéma pri-

Source MNHN, Paris

maire a disparu. Peut-être que la privation de lumière est une des causes de sa mort.

Cependant, sur milieu gélosé éclairé par dessus et par dessous, même lorsque les gamétophores laissent à découvert de grandes zones du protonéma ancien, celui-ci meurt. Il meurt, alors qu'à la périphérie les parties les plus jeunes peuvent continuer à croître, et que les rhizoïdes secondaires croissent aussi.

Sur milieu B, par exemple, sa vie dépasse peu 1 mois. La dégénérescence commence par la formation de cellules globuleuses (cellules-propagules ou *Brutzellen*) sur les filaments aériens ; à ce stade succèdent la mort et la décoloration partielle de ces filaments et des stolons sous-jacents. Il faudrait évidemment faire des cultures en milieu renouvelé pour savoir si la mort se produit pour des raisons internes ou si elle est due à la transformation du milieu.

La mort atteint d'abord les régions les plus anciennes, donc le chloronéma. Mais elle survient à une époque quelconque du développement.

S'il est difficile, au cours de la croissance, de surveiller la région voisine de la spore dans les protonémas touffus, on peut facilement le faire dans certains protonémas à région centrale maigre :

Les figures 3 et 4 de la planche XIII représentent la spore et les filaments qui en sont issus dans des protonémas TSJ de 17 jours, porteurs de bourgeons. Sur le milieu A les cellules sont mortes. Sur le milieu B elles sont saines.

Sur des protonémas plus jeunes ayant des bourgeons (protonémas de 14 jours par exemple) le centre est souvent vivant, même sur le milieu A.

Il arrive aussi que la région centrale soit morte avant la naissance des premiers bourgeons, mais la mort ne marque en aucune manière une coupure entre deux stades de développement du protonéma, ainsi que le suppose SIRONVAL.

### 3. — Caractères différentiels du chloronéma et du caulonéma.

Le passage de la première forme à la seconde m'a toujours paru progressif. D'habitude, chacun des caractères qui les distinguent s'acquiert peu à peu et il y a souvent un décalage dans l'acquisition des différents caractères les uns par rapport aux autres.

On trouve par exemple des cloisons obliques alors que la répartition des plastes dans les régions apicale et subapicale du filament est encore homogène. Ou, inversement, l'extrémité aura une structure caulonématique alors que les dernières cloisons transversales formées sont encore droites. Enfin, il y a des cas où certains caractères différentiels entrant dans la définition des deux types ne se manifestent pas ou se manifestent aussi bien pour le protonéma le plus ancien que pour le caulonéma.

Pour savoir si l'on doit attribuer à ces types une véritable individualité, il faut envisager ceux des caractères distinctifs qui se montrent le plus constants. Considérons-les donc à tour de rôle :

1° *Structure de l'extrémité des filaments.*

La raréfaction des plastes vers l'extrémité peut exister dans des filaments typiquement chloronématiques très jeunes lorsque ceux-ci ont

Source MNHN, Paris

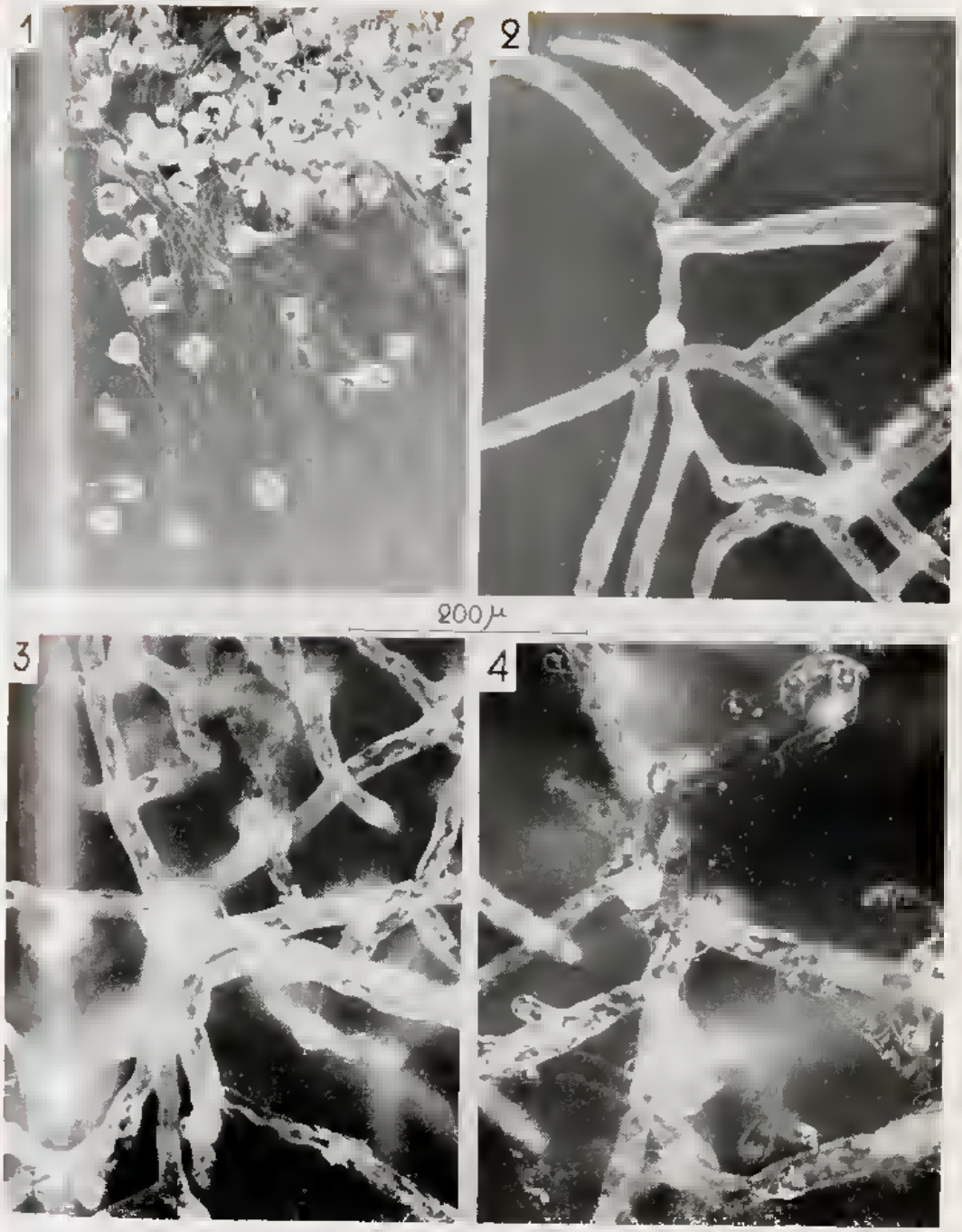



Planche XIII. Fig. 1 et 2. Cultures sur *Purified-agar* et eau, sans adjonction d'éléments minéraux. Protonémas SF de 15 jours : 1. Culture faite à partir d'une grand nombre de spores ; chaque spore a produit un filament long, mince, étiré et non ramifié ; quelques-unes seulement ont produit un deuxième filament court. 2. Culture monospore, dont les filaments sont épais, très verts, ramifiés, avec un calibre peu régulier. Fig. 3 et 4. Protonémas TSI de 17 jours, portant des bourgeons qui sont en dehors du champ. La région centrale peu fournie laisse encore voir la spore, d'où partent en rayonnant les premiers filaments du chloronéma. Sur la fig. 3, il s'agit d'une culture sur milieu B et les filaments sont vivants. Sur la fig 4, la culture est celle cultivée sur A et les filaments sont en grande partie morts (cellules à contour irrégulier, décolorées et ne contenant que quelques grosses granulations).

Source MNHN, Paris

une croissance rapide. C'est le cas des rhizoïdes primaires ou du premier stolon émis par la spore lorsqu'il s'amincit temporairement au début de la croissance. La cellule apicale elle-même peut alors être également pauvre en plastes, ou posséder une accumulation de petits plastes, réalisant ainsi plus ou moins l'aspect des extrémités de caulonéma.

Inversement, lorsque les stolons âgés ont une croissance ralentie, les cellules subapicales sont riches en plastes et la structure cellulaire particulière au caulonéma s'efface plus ou moins.

Quant à la polarité de répartition des constituants dans chaque cellule, elle est souvent peu marquée, même dans les cas où le type caulonéma est bien individualisé.

2° *Forme des chloroplastes.*

Ils sont toujours lenticulaires dans les premiers filaments formés et ils y restent tels pendant longtemps. Cependant, dans certains cas où la région centrale du protonéma âgé est visible et vivante, on peut observer un étirement des chloroplastes comparable à celui qui existe dans le caulonéma.

D'autre part, dans certaines conditions externes, l'allongement et la raréfaction des chloroplastes n'a pas lieu. C'est le cas des cultures faites sur gélose impure, où les stolons restent très verts, avec des chloroplastes arrondis.

Forme des chloroplastes, de même que structure de la cellule apicale, semblent être des caractères liés dans une certaine mesure à la vitesse de croissance du filament.

3° *Brunissement de la membrane.*

Très accusé sur les milieux pauvres, il est parfois faible (milieu A) ou à peine sensible (sur gélose impure). Dans les formes en coussin dense, il est très tardif. Inversement, la membrane du chloronéma peut légèrement et tardivement brunir.

4° *Différence de calibre entre stolons et rameaux.*

L'hétérotrichie, frappante dans les grands stolons à croissance rapide, est à peu près inexistante dans les cas cités précédemment où les autres caractères sont mal marqués ; les cellules des stolons s'épaississent peu avec l'âge et, même en remontant loin en arrière de leur extrémité, on ne trouve pas de différence sensible d'épaisseur entre filament principal et rameaux.

5° *Inclinaison des cloisons transversales.*

C'est peut-être le caractère le moins fluctuant qu'on puisse choisir si l'on veut à tout prix ranger une portion donnée de filament dans une des catégories « chloronema » ou « caulonéma ». L'inclinaison d'une cloison donnée est acquise d'emblée et définitivement, puisqu'elle est provoquée par la rotation du phragmoplaste et qu'il n'y a pas de distorsions subséquentes dans les membranes.

L'obliquité des cloisons rencontrées le long d'un filament est cependant plus ou moins forte, et ce n'est que dans du caulonéma bien typique par ailleurs qu'on voit des cloisons très inclinées et infléchies en « semelle de soulier ».

Lorsque, dans certains cas de croissance ralentie, la cellule apicale détache à nouveau des segments à cloisons droites (milieu A) ou lorsque

Source MNHN, Paris

les cloisons restent droites ou presque droites tout au long d'une croissance lente (gelose impure), on note en même temps la reprise ou la persistance d'autres caractères chloronématiques.

6° *Mode de ramification.*

Ce qui a été décrit pour les cultures sur milieux A et B (chap. IX) paraît valable dans la généralité des cas.

Pour le jeune protonéma : prédominance des ramifications rampantes, avec niveau d'insertion souvent quelconque sur la cellule et disposition fréquente par couples opposés.

Par une évolution très progressive, on passe au mode de ramification plus régulier des stolons âgés : rameaux issus de la partie apicale des cellules, disposition plus ou moins pectinée. Cette dernière peut être considérée comme particulière au caulonéma ; mais elle se réalise plus ou moins bien et il y a tous les intermédiaires possibles entre des arrangements tout à fait irréguliers des rameaux et une disposition franchement pectinée.

En somme, il n'existe aucun caractère qui mérite d'être accepté comme signe distinctif absolu entre deux sortes de protonéma primaire. La primauté doit plutôt être donnée à l'orientation des cloisons transversales, puis à la disposition des rameaux, seuls caractères qui distinguent le chloronéma du caulonéma lorsque ce dernier est mal différencié. On ne peut, en pratique, abandonner cette expression de « caulonema plus ou moins bien différencié », parce qu'elle est commode, mais elle ne doit pas faire supposer qu'il s'agit d'une entité (le caulonéma) mal révélée par les caractères visibles. Rien ne le prouve jusqu'ici.

D'ailleurs, si deux catégories de protonéma existent en tant que stades de développement successifs, la notion est applicable seulement à l'évolution d'un stolon donné et non pas à l'ensemble du protonéma.

En effet, dans un protonéma étendu et richement ramifié dans le plan horizontal comme l'est, par exemple, une culture sur milieu B gélosé au *Bacto-agar*, les jeunes stolons nés vers la périphérie sur du caulonéma typique montrent tous les aspects possibles : ou bien ils ont dès leur base les caractères du caulonéma, ou bien ils les acquièrent progressivement, ou bien ils gardent longtemps ceux du chloronéma (y compris la disposition opposée des rameaux). En conséquence, on voit sur le pourtour des cultures tous les types d'extrémités de stolons, avec répartition égale de gros chloroplastes ou appauvrissement subapical plus ou moins marqué.

La considération du protonéma secondaire montre la même variété simultanée :

Pour Correns (1899), le protonéma formé au début de la germination des organes de propagation a plus ou moins le caractère de « chloronema » ou de « rhizoïde ». Ceci m'a semblé vrai pour les filaments directement issus de feuilles ou de fragments de tiges et cultivés sur liquide ou sur gélose. D'après Sironval, ils doivent au contraire se composer seulement de caulonéma. En fait, certains filaments nés directement d'une cellule de l'organe ont un ensemble de caractères chloronématiques (cloisons droites, richesse persistante en chloroplastes...) ; je n'y ai toutefois pas rencontré de rameaux rampants opposés.

Source MNHN, Paris

Disons enfin que, dans les cas où le protonéma primaire âgé a présenté une évolution morphologique très poussée de ses filaments, on trouve autant de différence d'aspect entre son caulonéma le plus et le moins évolué qu'entre le caulonéma jeune et le chloronéma. Ceci est vrai même pour les caractères acquis d'emblée, comme la forme des cloisons et le mode de ramification.

L'évolution morphologique continue du protonema est sous la dépendance étroite et actuelle de l'état physiologique.

Ses caractères modifiables entrent facilement en régression par l'isolement (Bopp). Inversement, les mêmes caractères peuvent s'acquérir progressivement dans les parties très anciennes (brunissement de la membrane et élirement des chloroplastes se faisant sentir au voisinage de la spore).

Les caractères évolutifs non modifiables (forme des cloisons, mode de ramification, longueur des cellules) regressent facilement dans les parties nouvelles qui se forment (début de l'action nocive du milieu A).

L'ensemble de l'évolution peut être freiné ou bloqué sous l'influence du milieu, même si celui-ci n'est pas toxique et même si l'éclairement est bon (fortes concentrations en sels, forte concentration en gélose, gélose impure). Dans mes expériences, le freinage de l'évolution morphologique a toujours été accompagné d'un freinage de croissance horizontale.

La forme la plus évoluée des stolons, corrélative d'une croissance rapide, présente à la fois des caractères de vigueur (cellules longues et larges) et d'étiolement (petitesse des plastes, structure très vacuolaire). A rapprocher de ceci, on constate que des substrats pauvres en éléments nutritifs, surtout azotés, favorisent la différenciation du caulonema.

### 4. — Aptitude au bourgeonnement.

La forte variabilité de cette propriété, pour les protonémas d'un même clone placés dans des conditions apparemment identiques, n'a pas permis d'étude quantitative. Malgré cela, il est certain qu'un facteur héréditaire intervient et que d'autre part les caractères physiques et chimiques du substrat ont une influence primordiale.

Les races à protonéma touffu, peu étendu et peu (ou tardivement) différencié (type G) donnent peu de bourgeons. La souche TSJ, à croissance superficielle un peu moindre que SF est la plus précoce ; ses stolons sont bien différenciés. Cependant, ATH, ou le type caulonéma est bien net et assez vite réalisé, bourgeonne relativement peu et tard ; son protonema est peu étendu à cause de la forte spiralisation.

En ce qui concerne l'action du milieu, on trouve dans l'ensemble une corrélation plus régulière entre différenciation morphologique des stolons et production des bourgeons ; les mêmes conditions qui favorisent l'une favorisent l'autre.

Dans une certaine mesure, les milieux pauvres permettent l'apparition précoce des bourgeons (*Bacto-agar* et eau, milieux dilues). Mais les sels contenus dans les solutions nutritives n'ont pas tous des actions concordantes, et l'effet d'une dilution globale du milieu est une résultante de ces actions plutôt qu'un simple effet d'appauvrissement. Ainsi, la dilu-

Source MNHN, Paris

tion du milieu A favorise le bourgeonnement sans doute parce qu'elle diminue la teneur en ammonium de l'ensemble. En réduisant la concentration du sel d'ammonium seul, on obtient le même résultat. La baisse du taux de phosphates produit l'effet inverse, mais l'action de l'ammonium est prépondérante.

D'après les recherches de différents auteurs, on sait que certaines substances organiques activent la caulogenèse. GORTON et EAKIN font, de plus, intervenir l'inhibiteur émis dans le milieu par le protonéma et qui, en stoppant l'élongation des filaments, provoquerait la croissance cellulaire isodiamétrique suivie des cloisonnements caractéristiques du bourgeon. Cette théorie n'est pas applicable pour les protonémas que j'ai étudiés puisque les bourgeons naissent sans qu'il y ait freinage de la croissance des stolons.

Les facteurs dont on a reconnu l'efficacité augmentent le nombre des bourgeons et un peu leur précocité d'apparition. Mais on ne peut raccourcir beaucoup le temps qui s'écoule entre la germination de la spore et la naissance des premiers bourgeons (11 jours au minimum dans mes expériences) et on n'atteint pas la rapidité de formation des bourgeons sur un protonema secondaire (5-7 jours sur les protonémas issus de feuilles isolées).

### 5. — Emplacement et position des bourgeons.

Les bourgeons naissent à l'intérieur de la gélose, sur les stolons plongeants, aussi bien qu'à la surface. Si une certaine tension d'oxygène ou de gaz carbonique est nécessaire à leur formation, cette nécessité n'est donc pas locale et concerne le protonéma dans son ensemble, la partie aérienne suffisant largement aux besoins du tout. Peut-être l'absence de filaments aériens est-elle une des raisons pour lesquelles les protonémas immergés dans un liquide ou cultivés sur milieu très faiblement gélosé (2 g/l) produisent si peu de bourgeons.

Tandis que les bourgeons aériens ont toujours un géotropisme négatif, ceux qui sont dans la gélose sont souvent obliques ou même orientés l'apex en bas. Il s'agit là d'un phototropisme positif masquant le géotropisme négatif. En effet, les bourgeons renversés sont ceux qui naissent sous la partie centrale la plus compacte du protonéma ; ils reçoivent plus de lumière diffusant du fond clair de la table de culture que de lumière émise par les lampes.

Au cours d'expériences de retournement des boîtes, avec lumière venant d'en dessous (voir chapitre suivant) les tiges feuillées continuent à pousser sans se courber, donc elles poussent vers le bas. Les rhizoïdes secondaires au contraire subissent l'action dominante du géotropisme et croissent toujours vers le bas.

L'existence de bourgeons voisins du centre est fréquente. Il s'agit généralement des bourgeons les premiers formés ou au moins formés assez tôt. Leur présence est de règle dans les formes en coussinet peu étendu. Dans les cultures de BOPP, ces bourgeons ne paraissent pas exister, et je n'en ai vu que très peu lors des quelques expériences que j'ai faites sur le milieu de Kuop qu'il a employé.

C'est lorsqu'ils deviennent nombreux que les bourgeons peuvent réaliser l'aspect d'un rond de sorcière, aspect que j'ai surtout observé avec la

Source MNHN, Paris

· nelle SF. Je n'ai pas pu obtenir à volonté cette disposition, qui paraît très influençable par de petites variations du milieu ou de petites variations dans les propriétés du protonéma lui-même. Des cultures effectuées · imultanément dans les mêmes conditions montrent, les unes une disposition des bourgeons en couronne, les autres une disposition désordonnée. Il est possible que l'existence d'un rond de sorcière indique une diminution de vitalité de la région centrale du protonéma, mais je ne puis l affirmer.

L'emplacement du rond de sorcière marque souvent la limite de la région centrale dense du protonéma. Au delà, sur les stolons plus écartés, la formation des bourgeons se poursuit aussi longtemps que croissent les stolons.

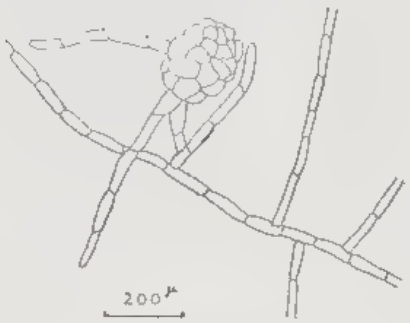



Fig. 38. — Bourgeon formé au centre d'un protonéma de 22 jours, cultivé sur milieu A gélosé avec de l'agar impur. Le filament sur lequel est inséré le rameau porteur du bourgeon a l'aspect du chloronéma.

Je n'ai jamais vu de bourgeon issu de la spore ou des premières cellules du protonema. Il est vrai que, dans certains cas, il semble qu'un bourgeon soit tout à fait central. Mais comme cela se produit sur les protonémas touffus (formes en coussin arrondi) l'intrication des filaments ne permet pas de déterminer son origine.

Dans le cas où la région centrale est suffisamment claire pour qu'on puisse suivre la filiation des cellules, j'en ai compté au minimum 8 entre la spore et le rameau dressé, directement porteur du bourgeon (pour un protonéma TSJ : 4 cellules de filament principal à partir de la spore, puis 4 cellules d'une ramification primaire et enfin le rameau-porteur).

Si la plupart des bourgeons naissent dans la position classique, à la base d'un rameau issu directement d'un stolon de type caulonéma, il n'en est pas forcément de même pour les bourgeons très voisins du centre. En excisant le protonéma qui les environne on y trouve parfois du caulonema assez typique. Mais, dans certains cas, on ne voit que des filaments de type chloronéma. Ces cas sont fréquents pour les protonémas en coussins où, dans l'ensemble, le caulonéma est mal différencié. Lorsque le bourgeon est encore petit, qu'on peut reconnaître son filament-porteur et le filament d'ordre inférieur dont il est issu, on voit qu'il s'agit de chloronéma typique (fig. 38, et pl. XIV, fig. 2).

Relativement au type des stolons, le rond de sorcière, quand il existe, se situe à une distance du centre (de l'ordre du centimètre) où la forme

Source MNHN, Paris

caulonema est déjà réalisée. C'est bien plus près du centre, en effet, que les cloisons deviennent obliques (12e-20e cellule sur milieu A ou B).

Si le rond de sorcière signale des différences de propriétés entre les parties de stolons situées en deçà et au delà, elles ne se traduisent pas dans la morphologie propre de ces filaments.

Néanmoins, l'existence facultative d'un rond de sorcière se rattache aux autres phénomènes de zonation, plus généraux, qu'on observe sur l'ensemble du protonema : houppe centrale entourée d'une zone étoilée ; ou disque central assez dense suivi d'une région où les stolons sont écartés ; ou encore (plus tard) centre aplati (cf. le phénomène de *stuling* des Champignons), couronne plus verte et plus dense, puis région périphérique à stolons écartés. Tout ceci, comme pour les Champignons, doit traduire des gradients physiologiques existant à l'intérieur des filaments, et aussi des gradients chimiques radiaux existant dans le milieu que la culture modifie.

### 6. — Comparaison avec quelques autres espèces.

Les trois exemples qui vont être brièvement décrits montreront des types morphologiques de protonéma filamenteux qui diffèrent beaucoup entre eux, mais qui ont des traits communs avec l'une ou l'autre des formes rencontrées chez la Funaire.

1° *Fissidens adianthoides* Hedw. (pl. XIV, fig. 3).

Récolté à 1 000 m d'altitude, dans une forêt de Hêtres et Sapins, à Prémol (Isère).

Le protonéma, cultivé seulement sur milieu A, n'a pas donné de bourgeons. Il est remarquable par la disposition hétérotrichie de ses filaments, plus accentuée qu'elle ne l'est chez *Funaria* dans les meilleurs cas. Les stolons sont rectilignes, épais, à membrane très brune, et les rameaux qu'ils portent forment des bouquets de petites cellules bien vertes, renflées et à membrane incolore.

2° *Bryum argenteum* Hedw. (pl. XV, fig. 2, 3 et 4).

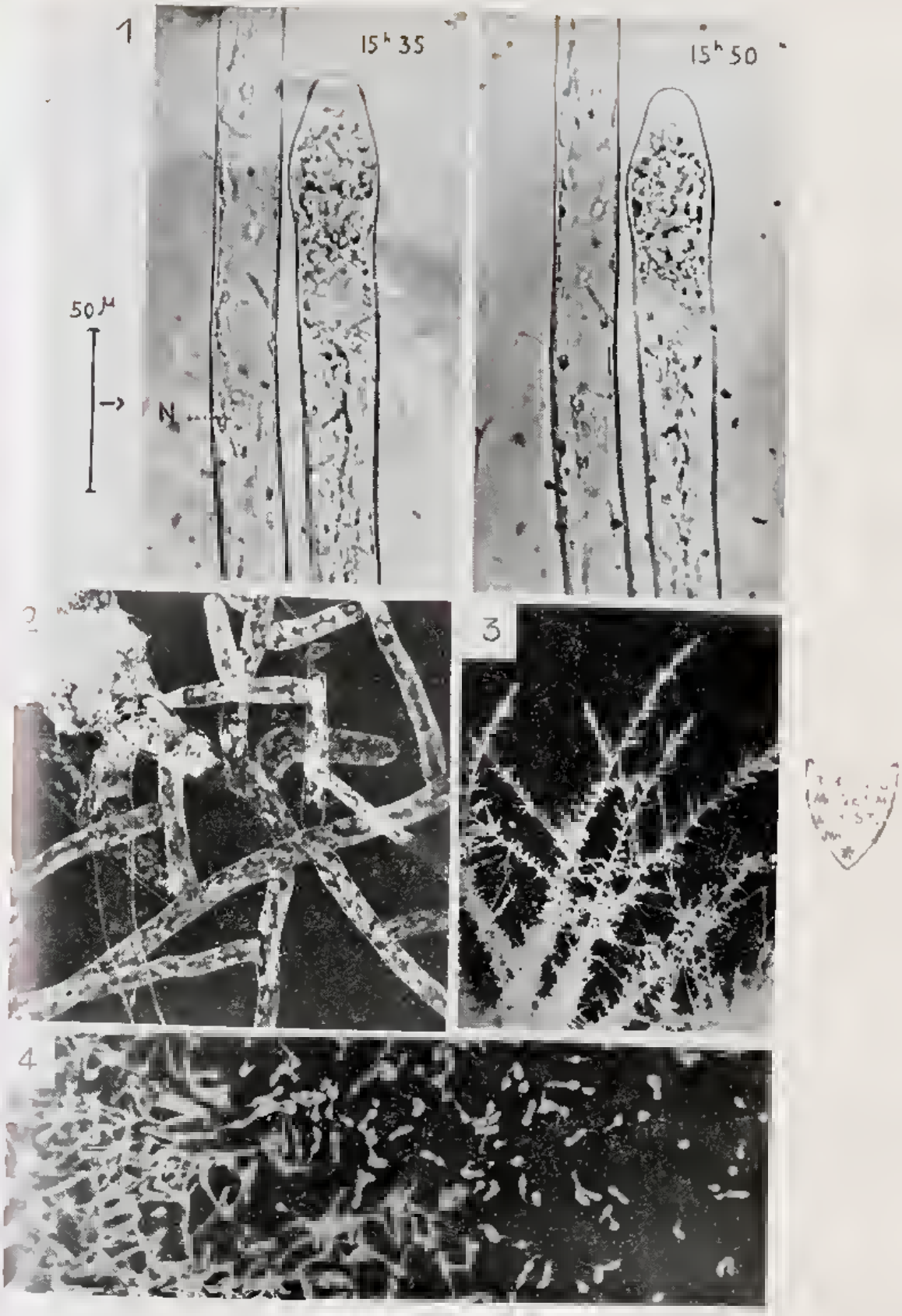
Récolté dans le Jardin de l'Institut de Botanique de Grenoble.

Les formes de croissance sont peu différentes sur milieux A et B. Le protonéma est seulement un peu plus touffu et moins régulièrement ramifié sur le premier milieu, qui n'a pas paru devenir toxique à la longue.

---

PLANCHE XIV. — FIG. 1. Deux stades de la mitose montrant la rotation du phragmoplaste et le gauchissement de la plaque cellulaire. Observation à 15 h 35 et 15 h 50. N : noyau quiescent du filament voisin. Remarquer la déformation de la cellule apicale, due aux conditions d'observation sous lamelle. La culotte terminale est dépourvue de plastes (structure habituelle). — FIG. 2. Bourgeon né sur une ramification de filament à type chloronéma (cloisons droites, plastes nombreux et lenticulaires). De la base du bourgeon part un gros rhizoïde secondaire pauvre en plastes (à gauche de la cellule basale du bourgeon, et dirigé vers le bas). Échelle : 1 cm = 130 µ. — FIG. 3. Protonéma de *Fissidens adianthoides* âgé de 1 mois. Filaments rampants épais et rectilignes portant des rameaux aériens courts à petites cellules très chlorophylliennes. Type très net d'hétérotrichie. Échelle : grossi 5 fois environ. — FIG. 4. Germinations de 3 jours sur milieu A dépourvu d'oligo-éléments. La croissance des spores dispersées est plus faible que celle des spores en groupe serré.

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

La croissance est un peu plus lente que chez *Funaria* et les premiers bourgeons apparaissent vers le 18-20e jour. Le protonéma est assez maigre et étendu, et la majorité des stolons s'enfonce obliquement dans la gélose. Les 1 ou 5 filaments issus de la spore présentent peu de ramifications sur leurs premières cellules, et la région centrale reste claire et observable tout au long du développement. Les cloisons transversales, d'abord droites, deviennent progressivement obliques.

Dès le début, les rameaux dressés sont plus nombreux que les rameaux rampants et la disposition pectinée bien régulière est acquise d'une manière très précoce (avant même que les cloisons deviennent obliques).

La forme caulonéma est bien caractérisée, grâce à cette régularité et au brunissement de la membrane.

Les bourgeons, nés dans la gélose ou à la surface du milieu, occupent deux situations différentes par rapport aux stolons : soit à la base (position classique), soit vers l'extrémité d'un rameau dressé. Ceci concorde avec les observations de Woesler, mais elle attribue à un éclairement trop faible la formation de bourgeons en haut des rameaux, ce qui ne paraît pas être le cas ici.

*Polytrichum formosum* Hedw. (pl. XV, fig. 1).

Récolté à 900 m d'altitude, en forêt de Sapins, dans la Chaîne de Belledonne (Isère).

*P. juniperinum* Hedw. (pl. XV, fig. 5).

Récolté dans un bois de Pins à Châtel-Guyon (Puy-de-Dôme).

Le type de protonéma, tout à fait différent des précédents, est le même pour les deux espèces. Celui de *P. juniperinum* est seulement de plus grande taille. Il s'agit d'une forme touffue, presque sphérique, dont la moitié est située hors de la gélose et le reste à l'intérieur. Quel qu'ait été le milieu de culture : A, B ou N/10, je n'ai pas observé de différence d'aspect et les formes décrites correspondent à celles que Bopp (1957) a obtenues sur milieu de Knop avec *P. attenuatum* (= *P. formosum*).

Presque tous les filaments, peu ramifiés, semblent issus de la spore ou des quelques premières cellules qu'elle a produites, de sorte que le centre du protonéma a l'apparence d'une masse compacte.

Parmi les filaments substratiques, certains conservent le type chloronéma tandis que d'autres acquièrent un type caulonéma très peu accusé : les cloisons sont obliques, les quelques rameaux sont dirigés à peu près parallèlement ; il n'y a pas de différence sensible de calibre entre stolon principal et rameau, ni de différence notable dans la forme des chloroplastes, ni de brunissement de la membrane.

Mais un contraste plus fort existe entre filaments aériens et filaments substratiques. Les premiers ont en effet des cellules plus courtes, un peu renflées, bien qu'il ne se forme pas d'hypnospores.

Ce protonema s'étend très peu. Il perd toutefois sa forme sphérique, à la longue, car les filaments aériens ont une croissance plus limitée. Le diamètre n'a pas dépassé 1 cm chez *P. juniperinum* et 3 mm chez *P. formosum*, même après un mois et demi de culture.

Les premiers bourgeons sont apparus en moins de 20 jours. *P. formosum* n'en a formé que 2 ou 3 par protonéma et *P. juniperinum* un plus grand

Source MNHN, Paris

nombre. Tous les bourgeons paraissent nés exactement du centre du protonéma et croissent en directions rayonnantes. Ce n'est que lorsqu'elles ont atteint une certaine longueur que les tiges feuillées se redressent. Je n'ai vu aucun bourgeon se former à quelque distance du centre, même sur les cultures âgées. Leur développement est normal et les feuilles portent les lamelles caractéristiques.

Les cultures que j'ai faites de ces espèces n'ont pas été assez nombreuses et les conditions n'ont pas été assez variées pour qu'on puisse dire si leur protonéma est susceptible d'un certain polymorphisme d'origine raciale. On peut signaler cependant que le sexe des protonemas (il s'agit, pour *Bryum* et *Polytrichum*, d'espèces dioïques) ne paraît pas influer sur leur forme : dans une même série de cultures, je n'ai pas pu classer les protonémas en deux groupes, différents par leur aspect ou leur comportement, qui auraient pu permettre de distinguer les mâles et les femelles.

L'influence du milieu ne paraît pas retentir sur la forme d'ensemble avec autant d'ampleur que chez *Funaria*. A tous points de vue, le protonéma de cette dernière espèce présente un remarquable polymorphisme. Dans certains cas il se rapproche du type de *Bryum argenteum*. Dans d'autres cas, il ressemble à celui des Polytrics et il est intéressant de constater que l'analogie s'étend alors à la position centrale des bourgeons.

Chez *Bryum* et chez *Polytrichum*, la longueur des cellules des stolons augmente avec la distance à la spore. Lorsque les bourgeons apparaissent, il existe dans le protonéma des filaments à cloisons obliques. Ces caractères, communs aussi à la plupart des cultures de *Funaria*, semblent donc affectés d'une assez grande généralité.

Ni chez *Bryum*, ni chez *Polytrichum* je n'ai observé de dégénérescence précoce de la partie ancienne du protonéma. Celle-ci est restée vivante même après la formation des premiers bourgeons.

Aucune des trois espèces ci-dessus n'a montré la succession de deux formes distinctes de protonéma, mais plutôt la différenciation morphologique progressive et plus ou moins accentuée des mêmes filaments. Lorsque le type caulonéma est peu distinct, comme chez *Polytrichum* et chez les formes globuleuses de *Funaria*, son rapport avec la formation des bourgeons est douteux. Mais dans les autres cas, ce rapport existe et les bourgeons naissent sur un rameau dressé de stolon différencié.

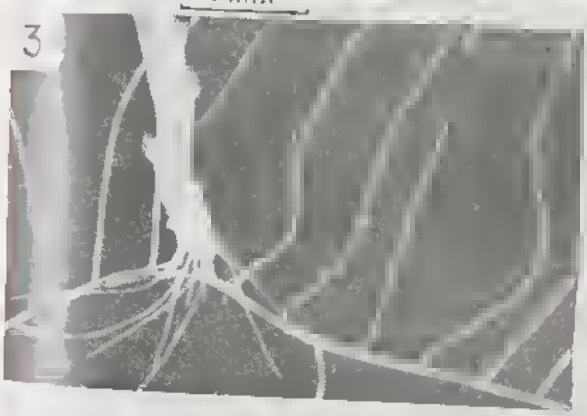
Le protonéma de *Fissidens* demanderait à être examiné à nouveau car je n'ai pas observé son évolution à l'état jeune. Mais ces quelques exemples enseignent déjà que le comportement du protonéma est divers et qu'il serait prématuré d'énoncer des règles plus précises au sujet de son développement (1).

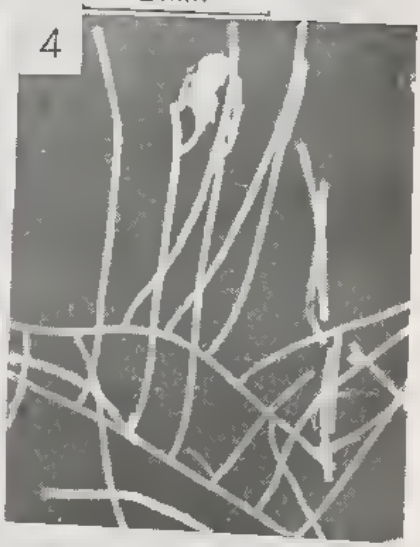
(1) Depuis la rédaction de ce texte, j'ai pris connaissance d'une publication toute récente d'ALLSOPP et MITRA (1958). Les auteurs accordent de nouveau de l'importance à la structure hétérotriche des filaments et dénient toute généralité à la théorie de SIRONVAL.

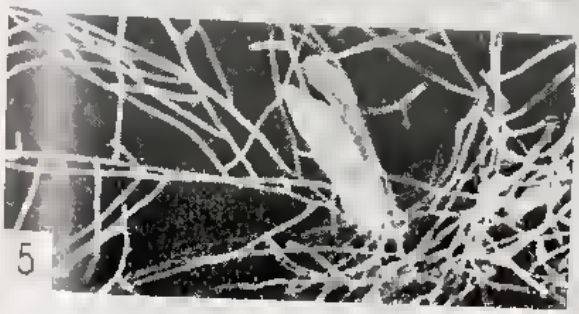
Source : MNHN, Paris

1 mm

2 mm







500 µ

500 µ

Planche XV. — Forme du protonéma et emplacement des bourgeons chez *Polytrichum* sp. et *Bryum argenteum*. — Fig. 1. *Polytrichum juniperinum*. Culture de 28 jours sur milieu B. Aspect en roussin très peu étendu, avec un gros bourgeon issu du centre. Fig. 2. Protonema de *Bryum argenteum*. Culture de 21 jours sur B. En bas, on voit l'espace d'où partent des filaments ravaunants très régulièrement ramifiés dès le début (disposition pectinée). — Fig. 3. Gamétophore de *Bryum argenteum* né sur une cellule issue directement du stolon (position classique). — Fig. 4. Bourgeon de *Bryum argenteum* né sur une cellule issue de l'extrémité d'un rameau de type rhizoïdien. — Fig. 5. Jeune gamétophore de *Polytrichum juniperinum* et protonéma de la région environnante, dilacéré. Le mode de ramification des stolons est peu régulier, le type protonémique peu distinct.

S. St. DU M. N. H. N. D. HIST. NATUR.

Source MNHN, Paris

# CHAPITRE XV

## RÉSUMÉ DES RÉSULTATS RELATIFS A LA CROISSANCE SPIRALÉE

## OBSERVATIONS ET EXPÉRIENCES COMPLÉMENTAIRES

Dans les deux règnes, animal et végétal, les structures hélicoïdales se rencontrent fréquemment et, pour une même espèce et un même organe, le sens de l'hélice est le plus souvent déterminé. On peut citer comme exemples les coquilles d'Escargots, les cellules revêtant l'oosphère des *Characées*, les dents de l'opercule des Mousses. Une croissance hélicoïdale où les mouvements circulaires de sens défini se manifestent encore dans les mouvements chercheurs des vrilles, l'enroulement des tiges volubiles. Enfin, la structure fine de la membrane cellulosique révèle un arrangement hélicoïdal des fibrilles.

Parmi les organismes microscopiques ou filamenteux colonisant la surface plane d'un milieu solide, on trouve parfois aussi des aspects spiralés ou en « roue à aubes » qui sont l'équivalent des structures hélicoïdales développées dans l'espace. A cette catégorie appartient la forme spiralée des protonémas que nous avons rencontrée dans les expériences précédentes. Aussi est-il utile de passer en revue les observations qui ont déjà été faites à ce sujet.

Pringsheim (1918) a découvert une croissance spiralée dans les colonies de *Bacillus mycoides* cultivé sur milieu gélosé (1). D'une partie centrale compacte, formée autour du point d'ensemencement, partent des cordons qui se contournent fortement dans le sens dextre en produisant des sortes de boucles. Si l'air du récipient est saturé d'humidité, la croissance spiralée disparaît. Les facteurs qui prennent part à ce phénomène doivent être cherchés dans la culture elle-même (récipient, milieu de culture et colonie). En effet, ni la lumière, ni la température ne paraissent intervenir. La pesanteur non plus, car si l'on incline ou renverse les boîtes de Pétri, le sens de rotation reste le même par rapport à la surface air-gélose.

Pringsheim a vainement tenté d'inverser le sens de courbure en modifiant la composition du milieu nutritif. Il a inventorié plusieurs souches obtenues à partir de germes contenus dans l'air ou dans la terre, et elles ont présenté le même sens de rotation dextre, qui se conserve aussi dans les cultures-filles. Plus tard, Gersbach (1922) a cependant trouvé une souche sénestre de *Bacillus mycoides*.

En 1924, Pringsheim et Langer ont repris l'étude des colonies de cette Bactérie, pour chercher quels facteurs externes peuvent influencer la forme spiralée. La concentration du milieu en éléments nutritifs joue peu, mais la concentration en gélose est importante : il faut une certaine dureté du milieu pour que la courbure se produise ; sur milieu mou, les cordons bactériens s'enfoncent dans l'agar et ils ne sont alors pas spiralés. En traversant toute la hauteur du milieu avec l'aiguille à ensemencer, on obtient une colonie de forme habituelle dextre à la surface supérieure, une colonie peu développée et sans spiralisation dans la masse de la gélose et une *colonie sénestre contre le fond de la boîte*, le sens sénestre s'entendant lorsqu'on regarde toujours la

(1) Une photographie très nette d'une telle culture est donnée dans le traité de Bünning : *Entwicklungs und Bewegungsphysiologie der Pflanzen*, 1953, p. 228.



Source MNHN, Paris

boîte par sa face supérieure. Il semble donc que le sens de la spirale soit le même au sens : surface gélosée → masse du milieu. L'air et le verre jouent le même rôle à l'interface avec la gélose.

Entre temps, Boas (1919), à la suite de la première publication de Pringsheim, avait signalé, dans une courte note, des formes de croissance spiralée chez divers Champignons filamenteux. Bergdolt (1931) entreprend à ce sujet une étude plus poussée sur *Oidium lactis*. Ici, ce sont les filaments qui se courbent, d'une manière d'ailleurs assez faible. La courbure a lieu sur milieu à la gélatine, mais pas sur milieu à l'agar. La concentration en gélatine doit être assez forte, l'optimum étant à 25 %. C'est la consistance du milieu qui paraît intervenir, et une élévation de température, ou l'addition de certaines substances, en ramollissant la gélatine, font disparaître la croissance spiralée qui est remplacée par une croissance radiale.

Pour les Mousses, Janzen (1912) a décrit le phénomène suivant, observé chez *Physcomitrium curvicollum* : lorsque le protonéma est devenu vigoureux et a formé des bourgeons, la plupart des axes principaux s'arquent ou forment des crochets, jusqu'à ce qu'ils s'enroulent en spirale, produisant ainsi des boucles à la périphérie du protonéma ; la figure qu'il publie montre quelques filaments enroulés en spirale dans le sens dextre. Un seul autre cas de croissance spiralée a été signalé chez les protonémas (1). Il a été obtenu par E. et O. Pringsheim (1935) avec *Leptobryum pyriforme* cultivé sur clinostat (à rotation vraisemblablement horizontale) sous un éclairage oblique et assez faible (lampe de 10 watts, à 10 cm des cultures). Les auteurs n'ont pas cherché à analyser le phénomène et mettent son apparition sur le compte de la lumière diffuse et faible.

Après avoir vu se manifester la croissance spiralée des protonémas d'une manière si habituelle et si marquée dans mes cultures, on peut trouver extraordinaire qu'elle ait été auparavant si peu rencontrée.

Faut-il invoquer des circonstances exceptionnelles qui se seraient produites dans mes conditions de travail ? Il me semble plus plausible d'admettre que la croissance spiralée se manifeste fréquemment, mais d'une manière assez discrète pour qu'elle passe inaperçue. Les circonstances dans lesquelles j'ai expérimenté ont dû simplement accentuer cette forme et non la provoquer.

A l'appui de cette supposition, je mentionnerai un dessin de Gagse (1931) représentant un protonéma de *Dicranum scoparium* âgé de 7 mois et demi, et dont la forme spiralée dextre est frappante, bien que l'auteur ne fasse pas allusion à cette particularité.

Dans mes propres expériences, si j'ai toujours pu déceler au moins une légère spiralisation avec les souches les plus sensibles à ce phénomène, je n'ai pas toujours obtenu la même intensité de courbure et je ne puis encore distinguer quel est le facteur externe variable dont dépendent ces différences.

Parmi ces facteurs mal contrôlés, susceptibles d'agir, je citerai par exemple le mode de refroidissement du milieu gelosé versé dans les boîtes de Pétri (différence de température variable entre le milieu versé et l'air ambiant), le degré hygrométrique de l'atmosphère des boîtes (dépendant de celui de l'enceinte, qui n'est pas réglé d'une manière

(1) Allsopp et Mitra (1958) viennent de mentionner la spiralisation des protonémas de *Funaria hygrometrica* dans leurs cultures. Ils n'ont pas étudié les modalités du phénomène.

Source MNHN, Paris

[illegible]cise) ou même peut-être la charge électrostatique du verre Pyrex [illegible] limites et de la surface gélosée.

[illegible]nlin, *la qualité de gelose employée doit certainement jouer* et entrainer [illegible] differences de resultats entre les cultures obtenues ici et celles obtenues [illegible]s d'autres laboratoires. En effet, les cultures sur *Noble-agar* pré[illegible]lent une spiralisation souvent plus accentuée que sur *Bacto-agar* et [illegible] cultures sur *Purified-agar* ne présentent toujours qu'une spiralisation [illegible]ble. Malheureusement, il est bien difficile de préciser par laquelle de [illegible] propriétés agit l'agar : propriétés physiques du gel, présence ou [illegible]ence de certaines impuretés...

Mise à part cette imprecision persistante sur la façon d'obtenir à coup sûr des protonémas fortement spiralés, les observations réunies au cours des chapitres précédents et resumées dans une note antérieure (KOFLER, 1957), ainsi que d'autres que j'y ajouterai maintenant, sont assez nombreuses pour éclaircir partiellement le problème.

## I. — Parties du protonéma susceptibles de courbure.

L'indication d'un sens prépondérant dans la courbure des stolons ne se fait qu'au bout d'une douzaine de jours environ. Auparavant, les stolons poussent en direction radiale ou présentent une courbure très [illegible]re dans un sens quelconque, ou encore quelques ondulations.

Plus tard (mis à part le cas un peu plus compliqué de la souche ATH sur milieu A/10), il n'y a plus d'exception et tous les stolons se courbent dans le même sens, quoique d'une manière plus ou moins accentuée.

S'y ajoute — avec plus ou moins de constance — une orientation concordante des rameaux rampants (pl. IX, fig. 1 et 3) lorsque les stolons ont acquis une allure pectinée. Les rameaux dressés eux-mêmes peuvent être parfois légèrement déversés d'un côté.

Mais, dans l'ensemble, ce sont les stolons qui réagissent avec le plus de regularité. Cependant, ceux des protonémas secondaires issus de régénération de feuilles ou de tiges ne présentent pas constamment une disposition spiralée nette, et bien qu'ils soient frequemment arqués, leur sens de courbure varie souvent d'un stolon à l'autre.

Dans les souches du type SF, qui s'enfoncent d'ailleurs peu dans le substrat, la forme spiralee affecte les stolons superficiels, et ceux qui croissent dans la gélose ont une croissance radiale. Il y a quelques exceptions cependant et, parmi les formes spiralees que j'ai observees dans les protonémas secondaires, j'ai constaté que les stolons plongeant obliquement dans le milieu tournaient également en spirale.

Dans la souche ATH, qui au contraire possède une partie intrasubstratique importante, *la forme spiralée s'étend à tous les stolons, y compris ceux qui sont dans la gélose*. Il ne s'agit donc plus d'un phénomène de surface et le cas est différent de celui qu'offrent les colonies de *Bacillus mycoides*.

## 2. Facteurs affectant l'intensité et le sens de la spiralisation.

### 1° FACTEURS GÉNÉTIQUES.

De même que chez *Bacillus mycoides* il existe des souches dextres (PRINGSHEIM), sénestres (GERSBACH) et non spiralées (voir BÜNNING,

Source MNHN, Paris

1953, p. 218), on trouve les trois possibilités pour les protonémas de Funaire cultivés sur le même milieu A :

spirale dextre : type SF
— spirale sénestre : type ATH
— spirale tardive, ou peu nette (dextre), ou inexistante : types G, TSJ.

Ces caractères sont sous la dépendance de facteurs génétiques, ainsi qu'il a été montré au cours du chapitre XI. L'aptitude à la spiralisation et le sens de courbure sur un milieu donné sont les mêmes, en effet, pour tous les protonémas d'une même souche pure et pour sa descendance.

Il est possible, d'autre part, que la rotation spiralée sénestre sur le milieu A soit plus fréquente chez les races géographiques méditerranéennes. Mais les essais de culture ont été trop peu étendus pour conclure à ce sujet.

2° Consistance du milieu.

On a vu (chap. XII) que la croissance spiralée du protonéma ne se manifestait plus sur les milieux faiblement gelosés (5 g/l). Le résultat concorde avec ce qui a été trouvé pour *Bacillus mycoides* (Pringsheim et Langer) et pour *Oidium lactis* (Bergdoldt) : il est nécessaire que le milieu possède une consistance suffisante.

D'autre part, les fortes concentrations de gélose inhibent partiellement la courbure des stolons du protonéma et surtout la retardent ; mais l'effet peut être plus indirect et se produire par l'intermédiaire du ralentissement de croissance subi par les stolons.

Sans savoir dans quelle mesure le fait peut avoir un rapport avec la spiralisation, on remarquera que, pour les concentrations favorables de gélose, les stolons possèdent une gaine liquide individuelle, de même que les cordons du *Bacillus mycoides* (Pringsheim). Au contraire, pour une concentration de 5 g/l de gélose, les stolons sont englobés dans un film liquide plus ou moins continu.

3° Humidité atmosphérique.

Son rôle, peut-être important, n'a pas été étudié ici. En tout cas, par voie accidentelle, une forte humidité est certainement gênante. Si des gouttelettes d'eau de condensation tombent sur le protonéma et le mouillent d'une manière durable, la forme spiralée n'apparaît pas.

4° Éclairement.

L'induction phototropique étant toujours très puissante, on conçoit qu'une lumière latérale prédominante masquera le phénomène de courbure spiralée. Même en changeant de temps en temps l'orientation des récipients de culture de façon à obtenir un protonéma de forme régulière, il se peut qu'on supprime la spiralisation. Mieux vaut donc employer une lumière bien symétriquement répartie ou (comme Pringsheim) cultiver sur clinostat horizontal.

Les protonémas spirales de E. et O. Pringsheim recevaient pratiquement la lumière de tous les côtés puisqu'ils étaient sur clinostat, et ils la recevaient obliquement par rapport à la surface gélosée. Dans mes expériences, non seulement les tubes fluorescents couvrent une assez grande surface mais les parois blanches de l'enceinte diffusent la

Source MNHN, Paris

lumière dans tous les sens. Les cultures sont même éclairées par dessous, quoique faiblement, puisqu'elles reposent sur une nappe de coton blanche.

Pour supprimer l'effet des rayons diffusés, j'ai posé les boîtes sur un fond noir et entouré chacune d'un anneau de papier noir dépassant de 2 cm la hauteur de chaque boîte. Restait donc un éclairage par rayons verticaux ou peu obliques. Dans ce cas, la croissance des protonémas (ATH sur B) a été très lente, et les rameaux dressés étaient plus hauts et plus serrés. Au bout de 16 jours, on notait alors une faible croissance dextre.

Mais au bout de 21 jours cet effet a disparu dans la plupart des protonémas et a même été remplacé çà et là par une légère courbure sénestre. La plus faible quantité de lumière reçue dans ce cas n'est sans doute pas à incriminer, car une diminution de l'intensité dans l'éclairement habituel ne produit pas ce résultat, et les protonémas sont toujours spiralés et sénestres. C'est donc plutôt le répartition des rayons lumineux qui est responsable des particularités de sens dans l'expérience décrite plus haut.

Quant à l'écairement de 2 000 lux, que j'ai utilisé habituellement, il ne peut pas être considéré comme faible du point de vue physiologique, puisqu'il suffit à provoquer une croissance et un développement rapides du protonéma et des plantes feuillées qui ne montrent pas de signes d'étiolement.

L'n éclairement continu n'est pas nécessaire. Des cultures effectuées en serre (souche ATH sur milieu B) à la lumière du jour et à température variable ont montré aussi des formes spiralées. Le phénomène est toutefois moins marqué car, d'une part, la croissance du protonéma est beaucoup plus lente que dans l'enceinte climatisée et, d'autre part, on ne peut pas empêcher la formation de gouttelettes d'eau de condensation. Seules les parties épargnées par les gouttes ont montré une courbure dans le sens sénestre habituel.

### 3. Composition du milieu.

Jusqu'ici, ni chez *Bacillus mycoides*, ni chez *Oidium* on n'avait réussi à changer le sens de courbure en modifiant la composition du milieu. Toutefois le résultat de Bergdolt, montrant que la spiralisation d'*Oidium* a lieu sur gélatine mais pas sur agar, faisait entrevoir une influence possible des facteurs chimiques.

On a vu que, suivant les souches, les Funaires donnent des protonémas dextres ou sénestres sur milieu A, alors que tous sont sénestres sur B. D'ailleurs, même les protonémas sénestres sur A, lorsqu'ils sont plus âgés, ont tendance à devenir dextres (pl. IX, fig. 3). Le milieu A dilué au 1/10 montre, pour la souche ATH, des courbures simultanées et fortes dans les deux sens : dextre pour certains stolons, sénestre pour les autres. Le milieu B dilué au 1/10 retarde la courbure et l'affaiblit dans une certaine mesure. Les milieux 5A et 5B l'annulent pratiquement.

La forme spiralée des protonémas est donc facilement influencée par la composition et la concentration du milieu, tant pour le sens que pour l'intensité de la courbure.

Remarquons enfin que les proportions de sels que j'ai employées dans les milieux A et B n'ont rien de particulièrement décisif dans l'appa-

Source MNHN, Paris

rition de la forme spiralée. Le protonéma spiralé de *Dicranum scoparium* obtenu par Gause, ceux de *Leptobryum pyriforme* obtenus par E. et O. Pringsheim étaient cultivés sur des milieux de formules différentes. Sur milieux de Marchal et de Pringsheim, j'ai observé une légère spiralisation dextre de la souche SF, ainsi qu'une spiralisation sénestre de la même souche et de ATH sur milieu de Knop (formule employée par Bopp) gélosé à 12 g/litre.

6° Influence du voisinage des protonémas.

Les formes raciales des protonémas et leur spiralisation ne se modifient pas lorsqu'on les cultive côte à côte dans une même boîte (pl. XVI, fig. 1 et 2).

Pourtant, on pourrait penser que la courbure des stolons est accentuée par des gradients de diffusion de substances dues à l'activité du protonéma et qui, par chimiotropisme, induiraient les stolons à revenir vers le centre de la culture au lieu de s'en éloigner. Les formes ramassées observées sur le milieu A 10 semblent venir à l'appui de cette hypothèse.

Cependant, si l'on ensemence des spores en des points suffisamment rapprochés (1,5 cm de distance, par exemple) pour que les protonémas s'interpénètrent, on ne constate pas de redressement des stolons dans la zone commune ; ils poursuivent leur dessin comme si chaque protonéma était seul. Ce n'est que dans le cas où les spores sont très proches (3-4 mm par exemple) qu'il se forme un groupement résultant ayant l'aspect d'un protonéma unique de forme elliptique (cf. Bopp, 1952).

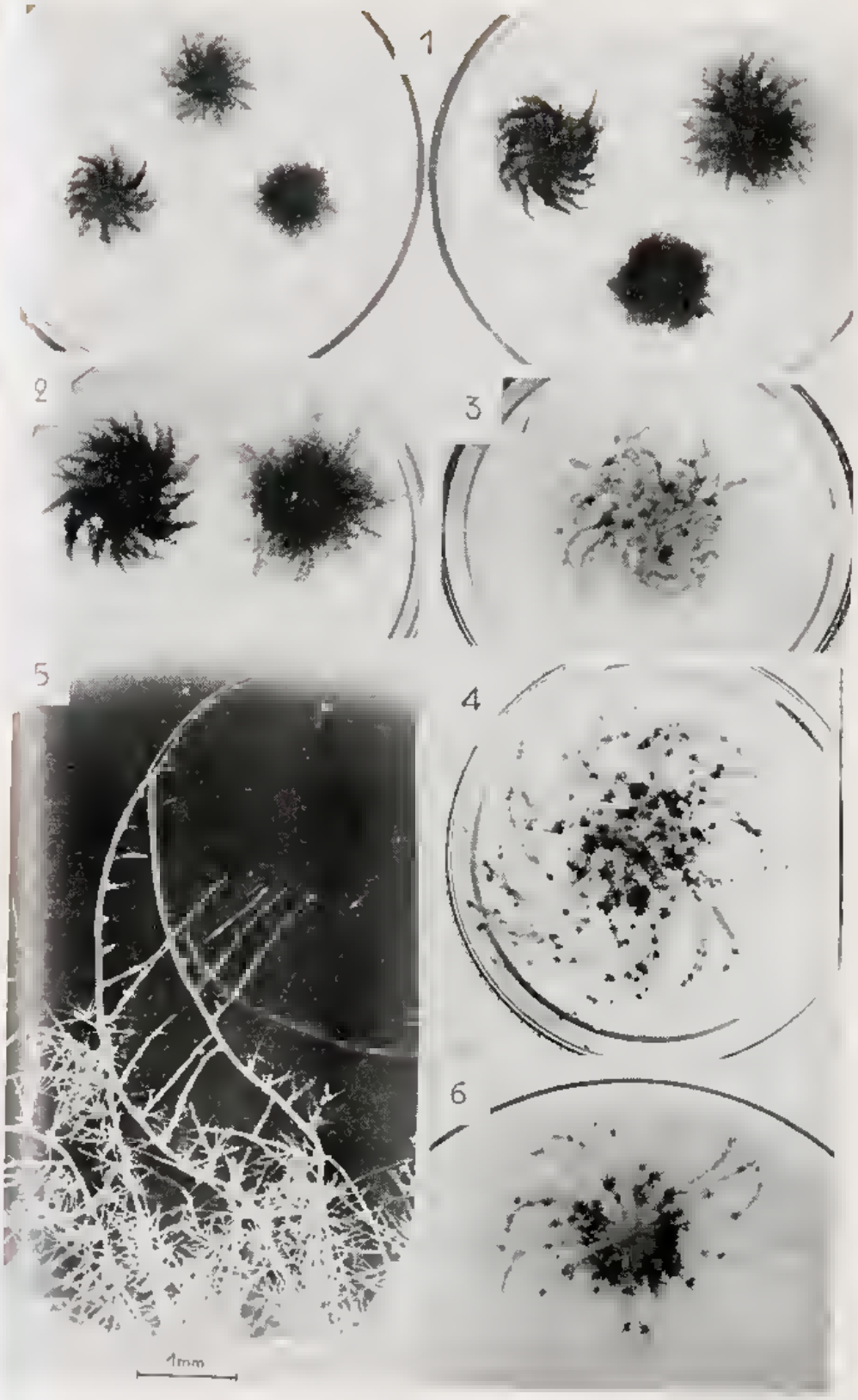
### 3. — Existence des formes spiralées chez d'autres espèces de Mousses

Il est probable que beaucoup d'autres espèces de Mousses à protonéma bien traçant sont susceptibles de présenter le phénomène observé chez *Funaria*. Il existe chez *Dicranum scoparium* (Gause). Je l'ai retrouvé moi-même chez *Bryum argenteum*. La spiralisation est apparue dans ce

---

Planche XVI. — Fig. 1. Cultures trispores de 15 jours sur A gélosé au *Noble-agar* (à gauche) et au *Bacto-agar* (à droite). Protonémas $M_0$, légèrement spiralé dextre, $ATH_0$ avec spiralisation sénestre, et $F_0$ plus dense, non spiralé. Le *Bacto-agar* favorise la croissance. Les formes raciales se conservent d'un milieu à l'autre. — Fig. 2. Deux protonémas d'une culture dispore de 16 jours sur A gélosé au *Bacto-agar*, $AR_0$ spirale sénestre et $AS_0$, non spiralé. — Fig. 3. Protonéma C cultivé sur B. A l'âge de 16 jours, la boîte de culture a été retournée et éclairée par dessous. Le protonéma qui tournait à gauche a pris ensuite une forme spiralée dextre. Photographie prise 6 jours après le retournement. — Fig. 4. — Protonéma ATH cultivé sur B. Retourné comme le précédent à l'âge de 16 jours. Photographie prise 12 jours après le retournement. La spiralisation sénestre de la région centrale ne se voit plus et la nouvelle spiralisation dextre est très accusée. Les gamétophores ont continué à croître dans la direction opposée à la gélose (vers la lumière et vers le bas) et les rhizoïdes, géotropes positifs, sortent de la gélose et se dirigent obliquement vers la lumière. — Fig. 5. — Stolons d'un protonéma ATH de 21 jours traité comme ci-dessus, photographié 5 jours après le retournement. On voit le changement de courbure assez brusque donnant aux stolons un aspect en faucille. Les nouveaux rameaux se dirigent vers la droite. — Fig. 6. Culture de SF près du bord d'une boîte de Pétri de 9 cm de diamètre. Milieu B/10. Age : 25 jours. Les stolons sont plus développés du côté du bord. On remarquera les bourgeons disposés en « rond de sorcière ».

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

cas plus tardivement que chez la Funaire (au bout de 3 à 4 semaines) et d'une manière plus discrète ; le sens de courbure est dextre aussi bien sur milieu B que sur milieu A.

Par contre, chez plusieurs espèces de *Polytrichum*, que j'ai cultivées assez souvent, je n'ai trouvé aucun indice de courbure, même assez longtemps après l'apparition des bourgeons. Les protonémas restent d'ailleurs à l'état de petits coussins touffus très peu étendus.

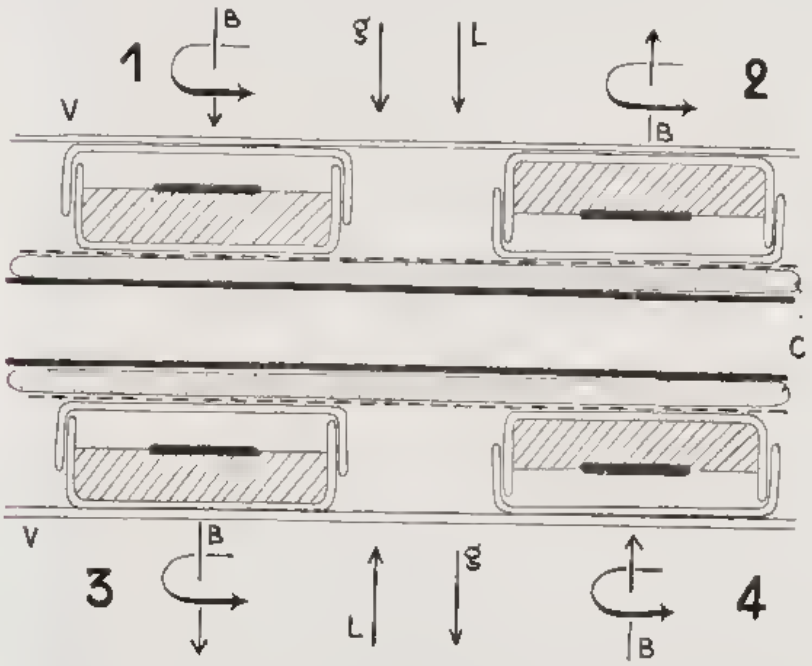



FIG. 39. — Schéma de l'expérience montrant que le sens de la spiralisation du protonema (flèche tournante) est lié à celui du champ de gravité (g) et est indépendant de celui des rayons lumineux (L) et de l'orientation de la boîte (B). V = vitre ; C = tampon de coton ; la gelose est représentée en hachures, le protonema en noir. L'éclairage est obtenu à l'aide de tubes fluorescents déplaçables.

### 4. — Étude de l'asymétrie du phénomène.

La disposition spatiale du milieu, des facteurs d'environnement, et de la spore admet un axe de symétrie passant par cette dernière et perpendiculaire au plan horizontal de la gélose. Cet axe est dirigé, car plusieurs des facteurs sont vectoriels : rayons lumineux prépondérants venant d'en haut, pesanteur, superposition air-gélose dans la boîte de Pétri.

On a vu que le sens de la spirale est défini par rapport à ces vecteurs ; c'est de l'un d'eux qu'il doit dépendre et non de la structure interne de la spore, qui est posée au hasard sur le milieu. Mais aucun des facteurs envisagés ne peut rendre compte de l'asymétrie propre à une spirale, dont la cause doit être forcément recherchée dans des asymétries inhérentes aux cellules elles-mêmes.

Il y aurait donc deux problèmes à résoudre : quel est le vecteur auquel est directement lié le sens de la spirale ? Quels sont les édifices moléculaires asymétriques responsables ?

Source MNHN, Paris

La résolution du premier problème n'offre pas de difficultés. On peut en effet, soit en retournant les boîtes de culture, soit en les éclairant de bas en haut, ou en combinant ces deux modifications, dissocier les trois vecteurs cités plus haut (fig. 39).

Dans les expériences de retournement, j'ai été gênée par une certaine exsudation d'eau par la gélose. J'ai également été gênée, en utilisant l'éclairage à travers le fond de la boîte, par la condensation sur le couvercle de gouttes d'eau qui retombent ensuite sur les protonémas.

Aussi, afin que les expériences durent moins longtemps, ai-je opéré non plus sur des cultures prises dès l'ensemencement, mais sur des protonémas déjà évolués et ayant présenté un commencement de spiralisation.

Les souches ATH et C, cultivées sur milieu B, qui présentent des courbures précoces et franches, ont donné les résultats les plus nets. On constate que *le sens de rotation est toujours lié à celui du champ de gravité.*

Le renversement de la boîte, avec éclairage habituel, change le sens de rotation quand on regarde à nouveau le protonéma à travers le couvercle. La même chose se produit lorsqu'on renverse la boîte et qu'on éclaire par dessous. Au contraire, le protonéma garde son sens quand la boîte, en position normale, est éclairée par dessous.

Le cas est donc bien différent de celui de *Bacillus mycoides* où la pesanteur ne jouait pas.

Cette action orientante du champ de gravité se fait sentir assez vite. Des protonémas déjà bien spiralés étant renversés au-dessus du dispositif d'éclairage (fig. 39, 1), on constate quelques jours plus tard une disposition en « faucille » des stolons (pl. XVI, fig. 3 et 5). Au bout de 12 jours d'expérience, ils présentent une spiralisation renversée (en position d'observation habituelle) très marquée (pl. XVI, fig. 4).

Le changement de sens affecte également les stolons enfoncés dans la gélose.

On remarque aussi que la direction des rhizoïdes est déterminée d'une manière prépondérante par leur géotropisme et non par un phototropisme négatif ou un chimiotropisme. Dans les boîtes retournées et éclairées par dessous, les rhizoïdes secondaires issus des gamétophores pendent dans l'air et se dirigent vers la lumière.

Bien entendu, il est possible que, pour une intensité lumineuse différente, un phototropisme négatif des rhizoïdes prenne le pas sur le géotropisme positif.

Insistons encore sur le fait que la pesanteur est une cause *actuelle* de courbure. On aurait pu en effet penser *a priori* que les facteurs externes dirigés induisaient d'abord une structure orientée du protonéma (filaments aériens et filaments plongeants déterminant un haut et un bas) et que le sens de la spirale était ensuite déterminé par des causes uniquement internes ; mais ce n'est pas le cas.

Quant au deuxième problème soulevé par la spiralisation, il est très général et concerne de si près les mécanismes cellulaires profonds qu'on ne peut pas espérer le résoudre pour le moment.

Source MNHN, Paris

Disons seulement que l'action transversale d'un facteur vectoriel sur les molécules dissymétriques est facile à imaginer.

On peut par exemple, en schématisant à l'extrême, concevoir un pôle (fig. 40) s'orientant, sous l'action d'un champ électrique, dans la direction du champ et portant latéralement des groupements différents dont l'un, R, est seul actif sur la croissance. L'effet aura alors lieu perpendiculairement au champ.

Il vient immédiatement à l'esprit que les édifices moléculaires responsables doivent être localisés dans la membrane, seule partie à l'abri des perpétuels mouvements du cytoplasme.

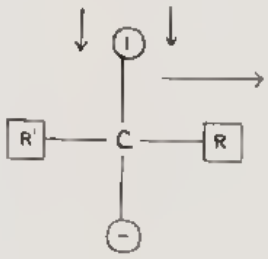



Fig. 40.

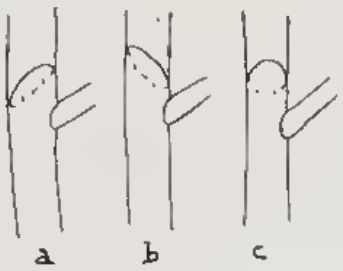



Fig. 41.

Explications dans le texte.

Cependant, une observation peut inciter à la prudence : la structure pluricellulaire, qui se réalise dans les stolons parfois à peine courbés, implique une orientation préférentielle des cloisons transversales du stolon. En effet, si parfois les rameaux naissent du côté basal de la cloison oblique (fig. 41, b), ils le font plus généralement du côté apical (fig. 41, a).

Par exemple, chez un protonéma AIG, cultivé sur A, on compte sur 61 cloisons :

37 dispositions du type a
13 dispositions du type b
11 dispositions du type c (cloison perpendiculaire au plan vertical axial).

Et chez un protonéma C, cultivé également sur A, on compte, sur 77 cloisons :

53 dispositions du type a
8 dispositions du type b
16 dispositions du type c

Or, on a vu (chap. IX) que la rotation de la plaque cellulaire, qui détermine l'obliquité de la future cloison, se fait en même temps que celle du phragmoplaste, avant que la plaque ait pris contact avec la paroi longitudinale du stolon. Il semble donc qu'une intervention d'un facteur vectoriel sur le cytoplasme lui-même ne soit pas à écarter formellement.

Source MNHN, Paris

## CONCLUSION

Je dégagerai, dans le résumé qui suivra, les faits principaux que je crois avoir expérimentalement établis et me bornerai, dans cette conclusion, à formuler quelques vues d'ensemble et à envisager ce qu'on peut attendre, dans l'avenir, des cultures *in vitro* de Mousses.

Du point de vue méthodologique, on retrouve ce qui a été dit dès le début de ce travail : les cultures sont intéressantes dans la mesure où elles sont bien conditionnées. Le conditionnement réalisé ici est encore susceptible de perfectionnements qui permettraient, en particulier, de comparer plus précisément des vitesses de croissance au cours d'expériences non simultanées.

Du point de vue physiologique, croissance et formes protonémiques fournissent des données plus fidèles que la germination des spores. Le protonéma est sensible surtout à des caractères génétiques et aux conditions actuelles de culture, tandis que la germination est influencée d'une manière gênante par un passé phénotypique qui s'inscrit trop facilement dans les spores.

Pour distinguer des races, la courbe de germination et la durée moyenne D ne pouvaient bien sûr pas offrir autant de possibilité que l'examen du protonéma. Mais on aurait tout de même pu s'attendre à des valeurs de D plus différentes d'une souche à l'autre et, inversement, à moins de diversité raciale dans les formes protonémiques.

Les facteurs externes agissent très souvent dans le même sens sur la germination et la croissance : ceux qui favorisent l'une favorisent l'autre, qu'il s'agisse de facteurs physiques ou chimiques (bon éclairement, présence de glucose, d'acide β-indolacétique à faible concentration, etc.). Mais l'intensité de la réponse à ces facteurs externes est parfois différente (moins de sensibilité de la germination à la composition saline), et dans certains cas, la réponse est même de sens contraire (action du 2,4 D).

Entre croissance du protonéma et développement, le désaccord est très fréquent lorsqu'il s'agit du jeu des facteurs chimiques : forte croissance pondérale du protonéma et faible production de bourgeons sont souvent liées. Mais la prépondérance des stolons sur les rameaux va généralement de pair avec une meilleure caulogenèse.

Les techniques mises au point, les critères choisis et les applications qui en ont déjà été faites dans ce travail montrent que la culture *in vitro* des Mousses peut, d'une part, servir à approfondir nos connaissances sur les Mousses elles-mêmes et peut, d'autre part, être un moyen d'investigation dans certains domaines de physiologie qui dépassent le cadre des Bryophytes : amylogenèse, rapports de l'élongation cellulaire et de la mitose, nutrition minérale, par exemple.

Les formes de croissance du protonéma, faciles à distinguer, et de manifestation précoce, fournissent des caractères qui n'ont pas encore été utilisés dans la génétique des Mousses. Ils pourront être mis even-

Source MNHN, Paris

tuellement en rapport avec une certaine répartition géographique ou écologique. L'ubiquité de *Funaria hygrometrica*, les quelques races déjà distinguées par d'autres caractères, le polymorphisme des protonémas, accompagné sans doute d'une variété physiologique encore à explorer, montrent l'intérêt de cette espèce.

En ce qui concerne la germination, des analogies serrées ont lieu surtout entre Bryophytes et Ptéridophytes, dont les spores ont une constitution voisine et sont tôt ou tard chlorophylliennes. Cependant, il serait dangereux d'extrapoler certains résultats valables pour *Funaria*. Le fait que la lumière agisse sur sa germination par la photosynthèse des sucres, tandis qu'un autre photomécanisme intervient dans le cas des Ptéridophytes étudiés, fait pressentir une grande diversité dans les causes qui déclenchent la germination des spores.

La croissance, dans son aspect extérieur, ainsi que la morphologie d'ensemble du protonéma, rappellent beaucoup celles des Champignons filamenteux ; les mêmes procédés techniques sont applicables à leur étude, et la culture *in vitro* des Mousses pourrait, dans une longue série d'expériences parallèles, exploiter avec profit des méthodes de recherche et les résultats déjà classiques relatifs aux Champignons. Le fait qu'on a affaire ici à un chimisme différant sur un plan fondamental : l'autotrophie du protonéma, justifie ce « plagiat » qui ne peut être que fécond.

Il est en effet à prévoir que les mêmes apparences chez les Champignons et les Mousses relèvent de mécanismes physiologiques différents. La croissance spiralée des protonémas, par exemple, déterminée dans son sens par la pesanteur, paraît être régie par d'autres facteurs chez les Bactéries, et peut-être aussi chez les Champignons.

Les Mousses pourraient probablement servir d'objets-test à deux points de vue au moins : 1° En ce qui concerne certains inhibiteurs de germination, puisque les spores paraissent réagir de la même manière que les graines et que l'action de ces inhibiteurs n'est pas spécifique. Les spores ont l'avantage sur les graines de germer d'une manière très rapide et de permettre des essais avec de très faibles quantités de substances. 2° Pour déceler certains oligo-éléments, comme le manganèse, à condition qu'on prenne des précautions qu'il serait bon encore de préciser.

Un domaine intéressant, mais très complexe, est celui des rapports entre spores et milieu gélosé et des spores entre elles, au cours des phénomènes de germination et au début de la croissance. L'exemple de la carence (ou pseudo-carence) en manganèse et des différences de comportement entre jeunes cultures monospores et polyspores, sur certains milieux défavorables, manifeste déjà l'importance de ces rapports.

Le problème de la nutrition hétérotrophe des Mousses à l'obscurité, que je n'ai pas abordé, me paraît rester entier malgré les résultats de Robbins et Fries. La présence de glucose, la présence de réserves contenues dans les spores, l'addition de substances azotées organiques sont insuffisantes à assurer non seulement la formation des bourgeons, mais aussi une croissance normale du protonéma.

Enfin, il ne faut pas négliger l'intérêt des stades suivants du développement et des problèmes qu'ils posent. Leur étude nécessite la recherche d'un conditionnement physique favorable et d'un milieu nutritif approprié, permettant d'abréger la durée des cultures. Cette recherche peut être

Source MNHN, Paris

envisagée avec optimisme, si l'on pense que la durée de la phase protonémique a déjà été bien abaissée dans les expériences de quelques auteurs et dans les miennes, et que de nouveaux essais systématiques permettraient sans doute de raccourcir le cycle de développement.

Il me semble que l'importance des cultures *in vitro* de Mousses apparaît suffisamment à la suite de cet exposé, et j'espère avoir, dans une certaine mesure, contribué à en préciser et normaliser les méthodes.

## RÉSUMÉ

Nombre de travaux anciens et quelques travaux récents portent sur la culture *in vitro* des Mousses. C'est généralement le début de la phase gamétophytique (spore-protonéma) qui a été considéré. On s'est efforcé surtout : 1° d'établir des règles morphologiques concernant les divers types de filaments du protonema et leur disposition relative. 2° d'étudier l'influence de divers facteurs sur la germination des spores, la forme et le développement du protonéma.

Au cours de ces travaux, l'aspect quantitatif des phénomènes de germination et de croissance a été presque entièrement négligé. Les rares données de quelques auteurs perdent leur portée faute d'une définition suffisante des conditions de culture.

Choisissant pour objet une espèce déjà très étudiée, j'ai cherché à combler cette lacune :

1° en réalisant un conditionnement plus précis, en opérant à partir de clones et en faisant des cultures aseptiques monospores ;

2° en étudiant pour elle-même la variabilité du comportement des Funaires, selon les caractères inhérents aux spores (âge, race...) et selon les variations de certaines conditions de culture.

Germination des spores et croissance du protonéma sont des phénomènes différents qui peuvent ne pas être influencés de la même manière par les facteurs externes. Les méthodes employées pour les étudier ne sont pas les mêmes. J'ai donc divisé mon travail en deux parties.

Pour chacune, j'ai d'abord décrit le phénomène — germination ou croissance — et j'ai étudié sa variabilité dans des conditions dites « standard » (milieu gélosé de composition minérale donnée ; température de 21°-25°, éclairement continu 2 000 lux). Ne pouvant envisager germination et croissance sous tous leurs aspects, j'ai choisi pour chacun des deux phénomènes un critérium quantitatif qui m'a paru pratique et intéressant :

— D'une part, la courbe de germination (pourcentage de spores germées en fonction du temps) et la durée moyenne de germination D (temps qui s'écoule entre l'ensemencement et le moment où il y a 50 % de spores germées).

— D'autre part la croissance radiale du protonéma, ou ce qui revient dans une certaine mesure au même, la croissance des filaments rampants.

En ce qui concerne la croissance du protonema, j'ai attaché aussi de l'importance à un caractère qualitatif qu'on a à peu près entièrement négligé jusqu'ici : la forme d'ensemble du protonéma. Elle a pu apparaître dans mes cultures avec ses caractères propres, grâce à un mode

Source MNHN, Paris

d'éclairement homogène qui exclut toute dissymétrie due au phototropisme.

Enfin, dans chaque partie du travail, j'ai étudié l'influence des facteurs internes et externes qui m'ont semblé les plus importants. Je résume ci-dessous les résultats obtenus.

## I. — Germination des spores.

Le gonflement de la spore, première phase de la germination, se fait sans que l'exospore y oppose une grande résistance. Cette membrane est peu élastique et se déchire tôt. La polarité de germination n'a pu être mise en rapport avec une structure intracellulaire visible.

*Influence des facteurs internes.*

La durée de germination varie certainement selon les souches pures, mais les différences raciales sont faibles par rapport à celles qu'induisent certains autres facteurs internes comme les conditions de maturation, le degré de maturité, le temps de conservation.

Dans les lots que j'ai examinés, les spores provenant directement de la culture ont germé plus lentement que les spores recoltées en serre, ce qui semble bien faire intervenir des facteurs écologiques.

Après 3 ans de conservation, les spores germent plus lentement, et la variabilité des durées de germination est plus grande. On peut estimer à une dizaine d'années la longévité maximum.

Les spores très immatures, provenant de capsules vertes, sont déjà capables de germer ; leur germination est lente, ainsi que la croissance des filaments germinatifs. D'autre part, les spores récoltées légèrement immatures ont une longévité moins grande que les spores mûres.

Toutefois, la durée de germination n'est pas influencée par de faibles degrés d'immaturité si l'on utilise des récoltes récentes ; et les spores récoltées mûres germent avec une vitesse peu changée pendant au moins 1 an ½. Ceci donne une certaine stabilité au critère quantitatif D.

*Influence des facteurs externes.*

En ce qui concerne la température, la courbe $D = f(t°)$ est dissymétrique. La valeur minimum de D est située vers 27° en conditions standard (pour deux souches étudiées). La germination est inhibée dès 35° sans que les spores soient lésées par un court séjour à cette température. D augmente beaucoup lorsque la température s'abaisse, mais la germination reste complète et normale, au moins jusqu'à 11°.

Des variations d'éclairement de 200 ou 300 lux de part et d'autre de la valeur choisie comme standard n'ont pas d'effet très marqué.

L'éclairement temporaire des spores après leur ensemencement, même s'il est prolongé (11 h), ne suffit pas à induire une germination normale, ce qui confirme les résultats de travaux anciens (Forest Heald).

L'action de la lumière s'exerce par l'intermédiaire de la photosynthèse des hydrates de carbone, ainsi que le montrent la nécessité du gaz carbonique pour la germination sur milieu minéral, et l'efficacité d'un apport de glucose. Le résultat contredit cette fois les assertions de Forest Heald.

Source MNHN, Paris

La présence d'inhibiteurs de germination dans les capsules immatures, pressentie par Oppenheimer, a été confirmée. Les spores sont également sensibles à des inhibiteurs de germination des graines, tels ceux qu'on trouve dans le suc d'*Erbullium* ou de Tomate.

L'acide β-indolacétique, dont on savait qu'il stimule la croissance du protonéma aux concentrations $10^{-8}$ et $10^{-7}$, accélère un peu la germination proprement dite à la lumière en milieu minéral. L'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique a une action plus nette à $10^{-5}$ ; il est moins toxique pour le protonéma que l'AIA, étant donnée la gamme de concentrations bien supportées, et il ne produit pas de déformations cellulaires, si ce n'est en présence de glucose.

L'action importante des sucres sur la germination à l'obscurité demandait une étude particulière qui a fait l'objet d'un chapitre.

Seul le glucose permet une germination rapide et complète, tout en provoquant une amylogénèse intense ; il est encore efficace à la concentration $10^{-6}$. Avec le maltose et le lévulose, la germination est encore stimulée dans une certaine mesure mais il ne se produit pas d'engorgement des plastes en amidon, au moins durant les premiers jours. Quant au saccharose, s'il paraît agir comme le glucose, c'est qu'il est intablement hydrolysé par l'autoclavage du milieu de culture et, en réalité, il n'est pas plus efficace que le maltose.

L'amylogenèse intense, qui a lieu dans les plastes de la spore en présence de glucose, est très rapide et précède l'émission du tube germinatif, mais l'amidon proprement dit paraît précédé de substances moins condensées. A la lumière, l'amylogenèse est plus transitoire et plus discrète, sauf si la croissance est par ailleurs freinée.

L'inertie communiquée aux plastes surchargés d'amidon conduit parfois à la production de cellules apicales dépourvues de plastes qui ne sont plus capables de se diviser. Par transport à la lumière, la surcharge amylacée disparaît progressivement par digestion.

Les plastes des spores immatures, du moment qu'elles sont aptes à germer, se comportent de la même manière. Mais les chloroplastes des jeunes protonémas, de même que ceux des plantes feuillées ne se surchargent pas d'amidon lorsqu'on les met à l'obscurité en présence de glucose. Il s'agit donc d'une propriété qui s'acquiert et se perd au cours du développement.

## II. Croissance et développement du protonéma.

La croissance diamétrale et l'élongation de stolons individuellement repérés ont été suivies pour la souche $S1^{c}$ depuis la germination jusqu'à l'apparition des bourgeons et au-delà. Croissance aussi bien qu'évolution morphologique se font sans palier et sans points singuliers, dans les conditions expérimentales fixées comme standard. En particulier, le passage de la forme chloronéma à la forme caulonéma, interprété par Sironval comme la succession discontinue de deux stades de développement, se fait d'une manière progressive.

Des deux milieux A et B employés dans les conditions standard, le premier, qui contient du nitrate d'ammonium, devient toxique assez vite, provoque la formation de cellules protonémiques courtes, des malformations foliaires et enfin la mort du protonéma. Le milieu B, sans

Source MNHN, Paris

. trate d'ammonium, est au contraire très favorable à la croissance et au développement.

La phase de croissance accélérée est approximativement exponentielle à son début, si l'on considère la somme des élongations de tous les filaments. Les lois formelles de la croissance sont les mêmes que pour le jeune mycélium de *Botrytis cinerea* (Smith). Sur le milieu B une longue phase linéaire de croissance diamétrale succède à la phase accélérée.

Mais, à partir d'un certain âge, croissance diamétrale et croissance des stolons ne se confondent pas tout à fait car il apparaît une courbure des filaments donnant au protonéma une allure spiralée. Cette courbure est dextre sur A, sénestre sur B, pour la souche SF qui a servi aux mesures.

D'autres règles de croissance ont été mises en évidence : élongation se faisant tout entière par la calotte apicale des filaments ; augmentation de longueur des cellules avec leur n° d'ordre à partir de la spore pendant la phase accélérée ; rythme à peu près régulier des mitoses (1 à 6 par jours) dans la période de croissance rapide.

Il n'y a pas d'autre rythme décelable dans les conditions standard. Dans la phase d'élongation uniforme, la courbe de croissance dessinée à l'échelle horaire est encore linéaire, à l'exception, peut-être, d'un léger fléchissement avant l'apparition d'une nouvelle cloison transversale.

Grâce à la régularité et la fréquence des mitoses on peut facilement les observer *in vivo*. On constate le brusque éclatement du nucléole et de la membrane nucléaire, et la rotation du phragmoplaste entraînant l'obliquité et l'inflexion de la nouvelle cloison.

Dans des conditions de culture déterminées, la vitesse de croissance diamétrale et la forme du protonéma sont remarquables par leur constance à l'intérieur d'une même souche pure. La date d'apparition des premiers bourgeons, leur nombre à un moment donné sont beaucoup plus variables, et les dénombrements que j'ai effectués m'ont permis seulement des appréciations grossières sur l'aptitude caulogène plus ou moins grande des protonémas.

*Influence de la race.*

D'une souche à l'autre, la forme de croissance peut varier beaucoup et j'ai pu distinguer 4 types bien différents de protonémas, présentés par 4 des souches expérimentées : type SF, bien régulier, à forme spiralée dextre sur le milieu A ; type TSJ, moins régulier, peu spiralé, plus apte à donner des bourgeons, et qui présente la particularité curieuse de ne pas supporter le milieu de culture dilué au 1/10 ; type G très compact et peu spiralé ; type ATH assez maigre, à forme spiralée sénestre sur milieu A. Les formes des autres souches se rapprochent plus ou moins de l'un ou l'autre type.

*Action du milieu nutritif.*

La sensibilité du protonema à la composition du milieu nutritif se manifeste par des changements dans la vitesse de croissance, dans la forme, et dans la production des bourgeons.

Les impuretés contenues dans la gélose entraînent d'importantes modifications qui diffèrent suivant la qualité de gélose employée.

Le *Bacto-agar* contient des substances stimulant la croissance, qui

Source MNHN, Paris

agissent d'autant mieux que la concentration en gélose est plus forte. Ces substances s'éliminent facilement par lavage (vitamines ?).

L'agar commercial impur, contient certainement des sels qui permettent à eux seuls une bonne croissance initiale du protonéma ; mais il contient aussi des facteurs inhibiteurs freinant l'elongation et la différenciation des stolons. Ces facteurs paraissent difficiles à éliminer par lavage.

Le *Noble-agar* se révèle relativement pur ; c'est la qualité de gélose que j'ai employée dans les conditions dites standard.

Le *Purified-agar* peut être reservé aux expériences portant sur les substances oligodynamiques. Mais il n'est pas sûr qu'il soit tout à fait neutre dans la nutrition du protonéma.

La composition du milieu en sels minéraux joue également. Si le protonéma supporte en général des formules très différentes de milieu nutritif, il n'en reste pas moins qu'il y repond par des formes variées.

De telles différences se manifestent entre les cultures faites sur plusieurs milieux classiques (de Knop, de Marchal, de Pringsheim) et sur mes milieux A et B.

Les variations de concentration globale agissent différemment selon qu'il existe ou non du nitrate d'ammonium dans le milieu expérimenté. Par exemple, le milieu A dilué induit des formes plus spiralées ou plus compactes que sur A ; le milieu B dilué induit des formes maigres plutôt moins spiralées que sur B. Cependant, quelle que soit la composition, les fortes teneurs en sels freinent l'extension du protonéma, inhibent la spiralisation et diminuent la production de bourgeons.

L'action morphogène prépondérante de l'ammonium a été soulignée. Le nitrate d'ammonium est responsable du sens de la spiralisation avec les souches du type SF, et suscite des formes touffues lorsqu'il est présent à faible concentration. Si les sels d'ammonium peuvent favoriser la croissance pondérale, ils semblent en revanche nuisibles à la formation des bourgeons.

Des changements de concentration d'un sel particulier (sulfates de K et Mg, phosphates) dans les milieux A et B sont parfois sans effet très marquant. Au contraire, si l'on supprime les oligo-éléments du milieu A ou B, il se produit une inhibition très forte et précoce de la croissance.

Ce dernier cas a été étudié de plus près. Le sel de fer, en l'absence d'autres oligo-éléments, doit être employé à la forte concentration de $10^{-5}$, car la croissance est nettement moindre pour une concentration de $10^{-6}$. Mais le fer lui-même n'est pas nécessaire, pas plus que Zn Cu, B, I. En l'absence de ces corps le *manganèse* à lui seul assure une croissance normale. Les troubles dont il s'agit sont par ailleurs atténués lorsque des spores sont ensemencées en amas, ou bien germent sur milieu liquide. La gélose intervient donc, et par un mécanisme encore hypothétique.

*Modalités de la croissance et du développement.*

Les observations effectuées sur l'ensemble des différents milieux permettent d'élargir les résultats, obtenus dans les conditions standard, sur la croissance et le développement du protonéma. Une évolution morphologique progressive paraît être la règle générale. La forme évoluée des stolons — le caulonéma — est plus ou moins nette suivant les milieux et les races. Une coupure franche entre les deux formes chloronéma et

Source MNHN, Paris

caulonéma serait arbitraire. Toutefois, la forte différenciation des stolons et la forte production de bourgeons vont de pair.

L'apparition de ceux-ci n'est pas liée à une diminution de croissance des stolons. Le protonéma primaire peut même, sur certains milieux tels que B, continuer à s'étendre très longtemps.

L'emplacement des premiers bourgeons sur le protonema varie suivant les milieux (bourgeons voisins du centre, ou plus ou moins écartés de celui-ci) et suivant des fluctuations indéfinies (bourgeons en rond de sorcière ou plus ou moins dispersés).

Bien que la position classique à la base d'un rameau primaire de caulonéma soit la plus fréquente, le bourgeon peut naître aussi sans apport visible avec le caulonéma.

Dans les cas présentés par d'autres espèces on retrouve, en plus accentués, des formes protonémiques et des dispositions de bourgeons décrites chez diverses souches de Funaire (formes en coussin avec bourgeons centraux de Polytric ; formes très hétérotriches de *Fissidens* ; formes régulièrement pectinées de *Bryum argenteum*). Le protonéma de *Funaria hygrometrica* se révèle ainsi remarquablement polymorphe.

La forme spiralée, caractère le plus curieux des cultures que j'ai effectuées, dépend, quant à son sens et sa netteté, de la souche, de la composition du milieu, de sa concentration en sels et en gélose.

Pour un même milieu et une même souche, le vecteur déterminant le sens de la spirale est la pesanteur.

En conclusion, l'intérêt des cultures *in vitro* de protonéma est souligné, tant pour l'étude particulière des Mousses que pour l'étude de problèmes généraux de Physiologie.

## BIBLIOGRAPHIE


Allius (S.), 1946. — Untersuchungen über die Ernährungsphysiologie der Chlorophyceen (*Bot. Notiser*, Lund, **167**, 129-278).

Allen (Ch. E.), 1945. — The genetics of Bryophytes II (*Bot. Rev.*, **11**, 260-287).

Allsopp (A.) et Mitra (G. C.), 1956. — The heterotrichous habit in the protonema of the Bryales (*Nature*, G.-B., **178**, 1063-1064).

— 1958. — The morphology of protonema and bud formation in the Bryales (*Annals of Bot.*, **22**, 95-115).

Andel (O. van), 1952. — Germination of the spores and development of primary and secondary protonema of *Funaria hygrometrica* (*Trans. Brit. bryol. Soc.*, **2**, 74-81).

Bauer (L.), 1942. — Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen (*Flora*, **36**, 30-84).

Bloquerel (P.), 1904. — Les éléments chimiques biogénétiques nécessaires à la germination des spores et à la nutrition des protonémas des Mousses en cultures pures (*C. R. Ac. Sc.*, **139**, 745).

—, 1906. — Germination des spores et morphologie des protonémas d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum* en milieux stérilisés (*Rev. gén. Bot.*, **18**, 49-68).

Benson-Evans (K.), 1953. — Some notes on spore germination in *Mnium hornum* Hedw. (*Trans. Brit. Bryol. Soc.*, **2**, 1).

Bergdolt (E.), 1931. — Ueber das Spiralwachstum von *Oidium lactis* (*Arch. Mikrobiol.*, **2**, 591).

Bernstein (M.), 1928. — Versuche über die Lebensdauer der Moossporen (*Acta Hort. Bot. Univ. Latviensis*, **3**, 33-38).




Source MNHN, Paris

BISCHOFF (H.), 1912. — Untersuchungen über den geotropismus der Rhizoide (*Beih. z. Bot. Centralbl.*, **28**, 94-133).
BOAS (F.), 1919. — Ueber Pilzkolonien mit Spiraligen Wachstum (*Centralbl. f. Bakt.*, **49**, 412).
BOLD (H. C.), 1940. — The nutritium of the Sporophyte in the Musci (*Am. Journ. Bot.*, **27**, 318-322).
—, 1948. — The prothallium of *Sphagnum palustre* L. (*The Bryologist*, **51**, 55-63).
BOPP (M.), 1952. — Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Laubmoose Protonemen (*Zeitschr. f. Bot.*, **40**, 119-152).
—, 1953. — Die Wirkung von Heteroauxin auf Protonemawachstum und Knospenbildung von *Funaria hygrometrica* (*Zeitschr. f. Bot.*, **41** 1-16).
—, 1954. — Untersuchungen über Wachstum und Kapselentwicklung normaler und isolierte Laubmoossporogone (*Zeitschr. f. Bot.*, **42**, 331-352).
—, 1954. — Ein Beitrag zur Differenzierung im Moosprotonema (*Ber. Dtsch Bot. Ges.*, **67**, 177-184).
—, 1955. — Ueber die Regeneration an Blättern von Laubmoosen (*Rev. bryol. et lichénol.*, **24**, 49-58).
—, 1955. — Die Entwicklung von Zelle und Kern im Protonema von *Funaria hygrometrica* Sibth. (*Planta*, **45**, 573-90).
—, 1957. — Die Beziehung zwischen Protonemaalter und Knospenbildung bei Laubmoosen (*Rev. bryol. et lichénol.*, **26**, 169-176).
BOROWIN (J.), 1868. — Ueber die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen (*Bull. Acad. Sc. St-Pétersbourg*, **12**, 432-448).
BROWN (M. M.), 1919. — The development of the gametophyte and the distribution of sexual characters in *Funaria hygrometrica* (*Am. Journ. Bot.*, **6**, 387-400).
BUCH (H.), 1932. — Experimentelle Morphologie (*in* Verdoorn, 73-88).
BÜNNING (E.), 1953. — Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze (Springer-Verlag, Berlin, 539 pp.).
BÜNNING (E.) et WETTSTEIN (D. VON), 1953. — Polarität und Differenzierung an Mooskeim (*Naturwiss.*, **40**, 147-48).
BURGEFF (H.), 1915. — Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* (*Flora*, **108**, 353-448).
CASSEBEER (J. H.), 1923. — Ueber die Entwicklung der Laubmoose (Frankfurt-am-Main).
CHALAUD (G.), 1932. — Germination des spores et phase protonémique (*in* Verdoorn, 89-108).
CHODAT (F.), 1926. — Recherches expérimentales sur la mutation chez les Champignons (*Bull. Soc. Bot. Genève*, **18**, 41-144).
CHODAT (R.), 1926. — *Scenedesmus*. Étude de Génétique, de Systématique expérimentale et d'Hydrobiologie (*Rev. d'Hydrobiol.*, **71**, **22**, 258 pp.).
CORRENS (C.), 1899. — Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge (Jena, 472 pp.).
DALMER (M.), 1891. — Ueber stärkereiche Chlorophyllkörner im Wassergewebe der Laubmoose (*Flora*, **74**, 460-465).
DASTE (Ph.) et HELLER (R.), 1951. — La formation des silico-gels, étude critique et application en microbiologie (*Rev. gén. de Bot.*, **58**, 393-403).
DAY (D.), 1942. — Thiamin content of agar (*Bull. Torrey Bot. Club*, **69**, 11-20).
DENING (K.), 1929. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gametophyten von *Buxbaumia aphylla* L. (*Verhandl. Naturhist. Ver. f. Rheinland und Westphalen*, **85**, 306-344).
DERSCHAU (M. VON), 1900. — Die Entwicklung der Peristomzahne des Laubmoossporogoniums, ein Beitrag zur Membranbildung (*Bot. Centralbl.*, 82 161-168, 193-200).
DILLER (V. M.), FULFURD (M.) et KERSTEN (H. J.), 1955. — Culture studies on *Sphaerocarpos texanus* in organic media (*Bryologist.*, U.S.A., **58**, 173-92).
DIXON (W. J.) et MASSEY (F. J.), 1957. — Introduction to statistical analysis (London, Mac Graw-Hill, 488 pp.).
DUCLAUX (L.), 1938. — Traité de Chimie physique appliquée à la biologie t. II (Hermann et Cie, édit., Paris).
EDWARDS (P.) et ALLSOPP (J.), 1956. — The efferts of changes in the inorganic nitrogen supply on the growth and development of *Marsilea* in aseptic culture (*Journ. exper. Bot.*, G.-B., **7**, 194-202).

Source MNHN, Paris

Eymé (J.), 1947. — Contribution à la Cytologie de quelques Muscinées (*Le Botaniste*, **32**, 101-196).
—, 1954. — Recherches cytologiques sur les Mousses (*Id.*, **38**, 1-166).
Fisher (R. A.) et Yates (F.), 1957. — Statistical tables for biological, agricultural and medical research (Londres, Oliver and Boyd, 5e édit.).
Fitting (H.), 1935-36. — Untersuchungen über die Induktion der Dorsiventralität bei den Keimenden Brutkörpern von *Marchantia* und *Lunularia* (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, **82**, 333-376, 696-740).
—, 1950. — Ueber die Umkehrung der Polarität in den Sporenkeimlingen einiger Laubmoose (*Planta* Allem., **37**, 635-675).
Fonbrune (P. de), 1949. — Technique de micromanipulation (Paris, Masson et Cie, 200 pp.).
Forest Heald (F. de), 1898. — Conditions for the germination of the spores of Bryophytes and Pteridophytes (*Bot. Gaz.*, **26**, 25-45).
Foster (J. W.), 1949. — Chemical activities of Fungi (New-York, Academic Press, 648 pp.).
Fries (N.), 1943. — Ueber die Wirkung von Heteroauxin auf das Protonema von *Funaria hygrometrica* (*Naturwiss.*, **31**, 439-440).
—, 1945. — Some experiments with mosses cultured in the dark (*Bot. Notis.* Lund, 417-424).
—, 1954. — A note on the viability of aseptic moss cultures (*Bot. Notis.*, 54-57).
Fulford (M.) et Diller (V.), 1957. — Studies on the growth of *Haplomitrium*. I. Organic media (*Rev. bryol. et lichénol.*, **25**, 239-246).
Gibeanne (A. J. M.), 1932. — Physiology (*in* Verdoorn, 207-232).
Gause (E.), 1931. — Die Entwicklung einiger Laubmoosvorkeime (Thèse, Marburg).
Gautheret (R. J.), 1942. — Manuel technique de culture des tissus végétaux (Paris, Masson et Cie, 170 pp.).
—, 1947. — pH et culture de tissus végétaux (*Rev. gén. de Bot.*, **54**, 5-33).
Gleeberich (E. E. Jr), 1949. — Summary of literature on nutrient media used in culturing Liverworts (*Ohio J. Sc.*, **49**, 191-194).
Gleisbach (A.), 1922. — Ueber die Wendigkeit der Kolonieausläufer des *Bacillus mycoides* (*Centralblatt f. Bakteriol.*, **88**, 97-103).
Giesenhagen (K.), 1905. — Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich (Stuttgart, 91 pp.).
Goebel (K.), 1889. — Ueber die Jugendzustände der Pflanzen (*Flora*, **72**, 8-14).
—, 1896. — Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche wiederhervorrufung (*Bay. Akad. Wiss. Math. Phys. Kl.*, **26**, 447-497).
—, 1898-1901. — Organographie der Pflanzen (Jena, G. Fisher, 1re édit.).
—, 1928-1933. — (*Id.*, 3e édit.).
Gorton (B. S.) et Eakin (R. E.), 1957. — Development of the Gametophyte in the moss *Tortella caespitosa* (*Bot. Gaz.*, **119**, 31-38).
Grimme (A.), 1903. — Ueber die Blütezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone (*Hedwigia*, **42**, 1-75).
Gueritt (L.), 1918. — Ueber den Einfluss der Konzentration der Nahrlösung auf einige Pflanzen (*Beih. zum Bot. Centralbl.*, **35**, 279-341).
Hawker (L. E.), 1950. — Physiology of Fungi (London, University of London Press, 360 pp.).
Heitz (E.), 1945. — Morphologische und experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Fortpflanzung der Moose. I. Die Stolonen und Schopfbildung bei *Rhodobryum roseum* (*Verhandl. der Schweiz. Naturf. Ges.*, 56, 288-298).
—, 1942. — Die Keimende Funariaspore als physiologisches Versuchsobjekt (*Ber. Dtsch. bot. Ges.*, **40**, 17-27).
—, 1940. — Die Polarität keimender Moossporen (*Verhandl. der Schweiz. Naturf. Ges.*, 168-170).
Heller (R.), 1951. — Sur l'action physique favorable exercée sur la croissance des cultures de tissus végétaux par le contact d'un milieu gélosé ou d'un gel de silice (*C. R. Soc. Biol.*, **145**, 675-678).
—, 1953. — Recherches sur la nutrition minérale des tissus végétaux cultivés *in vitro* (*Ann. Sc. nat.*, **14**, 1-223).

Source MNHN, Paris

- , 1956. — Absorption et migration du phosphore dans des fragments de racines de Carotte cultivés *in vitro* (*Rev. gén. de Bot.*, **63**, 105-124).
HITCHENS (A. P.), 1921. — Advantages of culture mediums containing small percentages of agar (*Journ. Bact.*, **29**, 399-407).
HO (Pham Hoang), 1956. — Étude de la mitose et spécialement du méta-chromocentre chez quelques Muscinées (*Rev. gén. Bot.*, **63**, 237-280).
HOEFER (K.), 1929. — Beitrage zur Karyologie der Moose (*Jahrb. wiss. Bot.*, **69**, 687-761).
HOFMEISTER (W.), 1870. — Ueber die Zellenfolge im Achsenscheitel der Laubmoose (*Bot. Zeitung*, 441-449, 457-466, 472-478).
HUREL-PY (G.), 1948. — Note préliminaire sur l'action de l'acide naphtylacétique sur la germination et la croissance des tiges feuillées de *Funaria hygrometrica* (*C. R. Acad. Sc.*, **227**, 1256-58).
—, 1949. — Sur le bouturage des Sphaignes en milieu aseptique (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **96**, 31-32).
-, 1950. — Recherches préliminaires sur la culture aseptique des prothalles de Filicinées (*Rev. gén. de Bot.*, **57**, 637-681 et 690-736).
, 1953. — Précisions sur le mode de bouturage des Mousses et sur l'action de l'acide naphtylacétique sur le développement des tiges feuillées (*C. R. Soc. Biol.*, **147**, 34).
IKENBERRY (C. J.), 1936. — The relation of hydrogen-ion concentration to the growth and distribution of Mosses (*Am. Journ. Bot.*, **23**, 271-279).
JANZEN (P.), 1912. — Die Jugendformen der Laubmoose und ihre Kultur (*Ber. Westpr. Bot. Zool. Ver.*, 1 et suiv.).
—, 1929. — Die Entwicklung und Biologie von *Funaria hygrometrica* (in Loeske, Die Laubmoose Europas. II. *Funariaceae*, 72-111, Berlin).
, 1921. — Die Blüten der Laubmoose (*Hedwigia*, **62**, 162-282).
KACHROO, 1954. — Spore germination and regeneration in *Physcomitrium pyriforme* (*Journ. Indian Bot. Soc.*, **33**, 263-267).
KESSLER (B.), 1913. — Beiträge zur Oekologie der Laubmoose (*Beih. z. Bot. Centralbl.*, **31**, 358-387).
KLEBS (G.), 1893. — Ueber der Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse (*Biol. Centralbl.*, **13**, 645 et suiv.).
KOFLER (L.), 1951. — Action du 2,4-dichlorophénoxyacétate de sodium sur le gamétophyte de *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. (*C. R. Acad. Sc.* **232**, 1958-61).
, 1953. — Réaction du gamétophore de *Funaria hygrometrica* au 2,4-dichlorophénoxyacétate de sodium employé en pulvérisation (*ibid.*, **237**, 1272-1274).
—, 1954. — Action du 2,4-dichlorophénoxyacétate de sodium sur les premiers stades du développement de *Sphagnum papillosum* Lindb. (*ibid.*, **239**, 1417-1420).
, 1956. — Différentes formes de croissance et développement du protonéma de *Funaria hygrometrica* en culture *in vitro* (*ibid.*, **242**, 1755-1758).
, 1957. — Croissance spiralée du protonéma de *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. (*ibid.*, **245**, 1823-1825).
KÜSTER (E.), 1951. — Die Pflanzenzelle (Jena, O. Fisher, 866 pp.).
LAAGE (A.), 1907. — Bedingung des Keimung von Farn und Moossporen (*Beih. z. Bot. Centr.*, 1, **21**, 76, et Thèse, Halle, 1906).
LAMOTTE (M.), 1957. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie (Paris, Masson et Cie, 144 pp.).
LAMPA (F.), 1915. — Untersuchungen über die ersten Entwicklungsstufen einiger Laubmoose (*Oesterr. bot. Zeitschr.*, 195-204).
LAVOLLAY (J.), 1953. — Les oligo-éléments dans la nutrition et la croissance des microorganismes (*Rev. gén. des Sc.*, **62**, 1-25).
, 1955. — Trois aspects de la nutrition minérale (rappel de notions fondamentales) (*Bull. Soc. Phys. vég.*, **12**, n° 3, 67-73).
LEITGEB (H.), 1876. — Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte (*Sitzungsbericht der Akad. der Wiss.*, Wien, **74**, 425-436).
-, 1884. — Ueber Bau und Entwicklung der Sporenhäute und deren Verhalten bei der Keimung (Graz, 112 pp.).
LESAGE (P.), 1918. — Contribution à l'étude des spores de Mousses (*C. R. Ac. Sc.*, **166**, 744-47).
LILLY (V. G.) et BARNETT (H. L.), 1951. — Physiology of the Fungi (New-York, Mac Graw Hill, 464 pp.).

Source MNHN, Paris

LISON (L.), 1935. — Études sur la métachromasie. Colorants métachromatiques et substances rhromotropes (*Arch. biol.*, **46**, 599-668).
LISTOWSKI (A.), 1927. — Ueber den Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kennung der Sporen und Entwicklung der Protonemen einiger Moose *Bull. Acad. Polon. Sc. Lettres*, 631-666).
LOESKE (W.), 1931. — Anatomie der Laubmoose (*in* Linshauer K., Handbuch der Pflanzenanatomie, Berlin, 358 pp.).
MALTA (N.), 1921. — Versuche über die Widerstandsfahigkeit der Moose gegen Austrocknung (*Acta Univ. Latviensis*, **1**, 125-129).
MARCHAL (El. et Em.), 1906. Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les Mousses dioiques (*Mém. Conr. Acad. roy. Belg.*, **1**, 3-50).
. 1906. — Recherches physiologiques sur l'amidon chez les Bryophytes (*Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **43**, 115-214).
1907. — Aposporie et sexualité chez les Mousses (*Bull. Acad. roy. Belg.*, 765-789).
. 1909. — *Ibid.* (*Ibid.*, 1219-1288).
. 1911. — *Ibid.* (*Ibid.*, 750-778).
MEYER (S. L.). Physiological studies on Mosses :
1940. — I. The development of leafy gametophytes in liquid media (*Am. Journ. Bot.*, **27**, 221-225).
1941. — II. Spore longevity in *Physcomitrium turbinatum* and *Funaria hygrometrica* (*The Bryologist*, **44**, 69-75).
1942. — III. The influence of the moisture factor on the formation of leafy moss plants (*Tenn. Acad. Sci. Journ.*, **17**, 290-295).
1942. — IV. Regeneration in *Physcomitrium turbinatum* (*Bot. Gaz.*, **104**, 128-132).
1947. — VI. Spore germination and protonema development in *Physcomitrium cuspidatum* (*The Bryologist*, **50**, 403-408).
1948. — VII. Observations on the influence of light on spore germination and protonema development in *Physcomitrium turbinatum* and *Funaria hygrometrica* (*The Bryologist*, **51**, 213-217).
MOEWUS (F.) et SCHADER (E.), 1952. — Ueber den Einfluss von Wuchs- und Hemmstoffen auf das Rhizoidwachstum von *Marchantia* Brutkörpern (*Beitr. Biol. Pflz.*, **29**, 171 et suiv.).
MOHR (H.), 1956. Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren (*Planta*, Allem., **46**, 534-551).
MOENKEMEYER (W.), 1927. Die Laubmoose Europas. Andreaeales, Bryales. (In Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Leipzig, 960 pp.).
MOSEBACH (G.), 1943. — Die Polarität der keimenden *Equisetum* Sporen (*Planta*, **33**, 340-387).
MOTTE (J.), 1928. — La connaissance cytologique des Muscinées (*Ann. Sc. nat. Bot.*, **10**, 293-544).
—, 1932. — Cytologie (*in* Verdoorn, 129-158).
MOYSE (A.), 1956. — Influence de divers facteurs sur la croissance des cultures accélérées de Chlorelles (*Rev. gén. de Bot.*, **63**, 167-174).
MÜLLER-THURGAU (H.), 1874. — Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose (*Arb. an d. Bot. Inst. Würzburg*, 475-497).
OBERHEIDT (K.), 1931. — Die Entwicklung der Protonemata und die Anlage der Stammchen bei einigen Laubmoosen (Thèse, Marburg).
OPPENHEIMER (H.), 1922. — Keimungshemmende Substanzen in der Frucht von *Solanum Lycopersicum* und in anderen Pflanzen (*Sitzungsb. d. Akad. d. Wiss. Wien*, **131**, 59-65).
—, 1930. — Das Unterbleiben der Keimung in den Behältern der Mutterpflanze (*Ibid.*, 279-312).
ORTH (R.), 1937. — Zur Keimungsphysiologie der Farnsporen in verschiedenen Spektralbezirken (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **84**, 358-426).
PAVILLARD (N.), 1928. — Der Einfluss der Ernahrung auf die Formbildung und den Entwicklungsrythmus von *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. (*Zeitschr. f. Indukt. Abst. und Vererbungsl.*, **46**, 112-187).
PATTERSON (P. M.), 1957. The effect of indol-β-acetic acid on certain growth processes in Bryophytes (*The Bryologist*, **60**, 277-283).

Source MNHN, Paris

PAUL (H.), 1903. — Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden (Thèse, Berlin, et *Bot. Jahrb. f. System. Pflanzengesch. und Pflanzengeog.*, **32**, 231-274).
PLANTEFOL (L.), 1927. — Étude biologique de l'*Hypnum triquetrum* (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9, 1-263).
PRIANISCHNIKOV (M.), 1924. — Sur l'assimilation de l'ammoniaque par les plantes supérieures (*Rev. gén. de Bot.*, **36**, 5-11).
PRINGSHEIM (E.), 1918. — Ueber Kolonien mit Wachstum in einseitswendigen Spiralen (*Centralbl. f. Bakt.*, **48**, 513-515).
—, 1921. — Physiologische Studien an Moosen. I. Reinkulturen von *Leptobryum pyriforme* (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, **60**, 499-530).
—, 1924. — Physiologische Studien an Moosen. II. Die sterile und die fertile Form von *Leptobryum pyriforme* (L.) Schpr. (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **63**, 159-171).
PRINGSHEIM (E.) et LANGER, 1924. — Zur Entwicklungsphysiologie der Kolonien des *Bacillus mycoides* Flügge (*Centralbl. f. Bakt.*, **61**, 225).
PRINGSHEIM (E.) et PRINGSHEIM (O.), 1935. — Physiologische Studien an Mousen. III. Die Züchtung von Laubmoosprotonemen in Dunkeln. (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, **82**, 311-332).
RABE (F.), 1905. — Ueber die Austrocknungsfähigkeit gekeimter Samen und Sporen (*Flora*, **95**, 253-324).
RANCKEN (H.), 1914. — Ueber die Stärke der Bryophyten (*Acta Soc. pro Faun. et Fl. Fenn.*, **39**, 101 pp.).
REINHARDT (M. O.), 1892. — Das Wachstum der Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Flächenwachstums vegetativischen Zellmembranen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, **23**, 479-566).
RICHARDS (P. W.), 1947. — The cultivation of Mosses and Liverworts (*Brit. Bryol. Soc. Trans.*, **1**, 1-3).
ROBBINS (W. J.), 1918. — Direct assimilation of organic carbon by *Ceratodon purpureus* (*Bot. Gaz.*, **65**, 543-551).
—, 1939. — Growth substances in agar (*Am. Journ. Bot.*, **26**, 772-778).
—, 1941. — Further observations on factor Z (*Bot. Gaz.*, **102**, 520-535).
ROUSSEAU (J.), 1950. — Action de l'acide indol-3-acétique sur les propagules de *Marchantia polymorpha* et de *Lunularia cruciata* (*C. R. Ac. Sc.*, **13**, 675).
—, 1951. — Action des acides 2,4-dichlorophénoxyacétique et 2,5-dichlorothio-acétique sur les propagules de *Marchantia polymorpha* L. (*C. R. Ac. Sc.*, **19**, 749).
—, 1952. — Action de l'acide naphtalène-acétique sur les spores de *Marchantia polymorpha* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **99**, 308-310).
—, 1955. — Inhibition de la croissance des propagules de *Marchantia polymorpha* L. par la coumarine (*C. R. Ac. Sc.*, **239**, 1420).
—, 1957. — Action de la coumarine sur la germination des spores de *Marchantia polymorpha* L. (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **104**, 255-256).
RUHLAND (W.), 1924. — Musci (in Engler et Prantl : die natürlichen Pflanzenfamilien, **10**, 100 pp.).
SACHS (J.). — 1868. — Lehrbuch der Botanik (Leipzig).
SCHELPE (E.), 1953. — Techniques for the experimental Culture of Bryophytes (*Trans. Brit. Bryol. Soc.*, **2**, 216-219).
SCHIMPER (W. Ph.), 1848. — Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses (Thèse, Strasbourg).
SCHOENE (K.), 1906. — Beitrage zur Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden (Thèse, Jena et *Flora*, **96**, 276-321).
SCHULZ (N.), 1902. — Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit den Sporen der Moose, Farne und Schachtelhalme (*Beih. z. Bot Centralbl.*, **11**, 81-97).
SCHWANITZ (F.), 1932. — Experimentelle Analyse der Genom-und Plasmonwirkung bei Moosen. V. Protonemaregeneration aus Blattchen, Chloroplastengrösse, Chloroplastenzahl, assimilatorische Relation (*Z. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl.*, **62**, 232-248).
SCHWEIZER (G.), 1930. — Physiologisch-morphologische Studien über *Funaria hygrometrica* L. in Reinkulturen (*Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **48**, 75-84).
SERVETTAZ (C.), 1913. — Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des Mousses en milieux stérilisés (*Ann. Sc. nat.*, **17**, 111-223).

Source MNHN, Paris

SHOVE (R. F.), 1939. — The viability of the spores of *Funaria hygrometrica* (*Proceed. of the Linn. Soc. of London*, 161-163).
SIRONVAL (C.), 1947. — Expériences sur les stades de développement de la forme filamenteuse en culture de *Funaria hygrometrica* (*Bull. Soc. roy. Belg.*, **79**, 48-72).
SMITH (H.), 1923. — Apical growth of fungal Hyphae (*Ann. of Bot.*, 341-343).
—, 1924. — Growth rate of individual hyphae of Fungi (*The New Phyt.*, **23**, 65-78).
SMITH (G. M.), 1955. — Cryptogamic Botany. II. Bryophytes and Pteridophytes (Mc Graw-Hill, New-York, 399 pp.).
SOSSOUNTZOV (I.), 1948. — Présentation d'un flottant comme substrat de cultures aseptiques (*C. R. Soc. biol.*, **142**, 192-196).
—, 1953. — Croissance, sexualité et dimensions des prothalles de *Gymnogramma calomelanos* en culture aseptique sur quelques milieux azotés minéraux (Thèse, Paris).
STEPHAN (J.), 1928. — Untersuchungen uber die Lichtwirkungen bestimmter spektralbezirke und bekannter Strahlungsintensitaten auf Farne und Moose (*Planta*, **5**, 381-443).
STOSMAN (A. S.), 1954. — Changes in the permeability of *Neurospora* (*Journ. of Gen. Physiol.*, **38**, 59-77).
TAUBMANN (K. V.), 1955. — The life of Bacteria (Macmillan, New-York, 775 pp.).
TOOLE (B. H.), HENDRICKS, BORTHWICK et TOOLE, 1956. — Physiology of seed germination (*Ann. rev. of Plant Phys.*, **7**, 299-324).
TRIBOUX (J.), 1905. — Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Lichte (*Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **23**, 319-401).
TRONCHET (A.), 1955. — Les Phytotrons, nouveaux équipements de bioexpérimentation pour les recherches de Physiologie végétale (*Ann. Sci. Univ. Besançon*, **6**, 3-18).
URSCH (G. VON), 1913. — Sterile Mooskulturen (*Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **31**, 543-552).
VAARAMA (A.), 1955. — On the characteristics of the spontaneous bivalent race of *Funaria hygrometrica* (*Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn.*, **9**, 395-400).
VIRVILLE (A. DAVY DE), 1927-1928. — Action du milieu sur les Mousses (*Rev. gén. de Bot.*, **39**, **40**, 171 pp.).
VERDOORN (Fr.), 1932. — Manual of Bryology (Nijhoff, La Haye, 486 pp.).
WEINERT (H.), 1909. — Untersuchungen über Wachstum und tropistische Bewegungserscheinungen der Rhizoiden thalloser Lebermoose (*Bot. Zeitung*, 67, 201-231).
WETTSTEIN (Fr. VON), 1924. — Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose (*Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.*, **33**, 1-236).
—, 1925. — Genetische Untersuchungen an Moosen (*Bibliographia genetica*, 1, 1-38).
—, 1932. — Genetik (*in* Verdoorn, 233-272).
—, 1942. — Ueber einige Beobachtungen und experimentelle Befunde bei Laubmoosen (*Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **60**, 394-414).
WETTSTEIN (D. VON), 1953. — Beeinflüssung der Polarität und undifferenzierte Gewebebildung aus Moossporen (*Zeitschr. f. Bot.*, **41**, 199-226).
WHITE (P. R.), 1943. — A handbook of plant tissue culture (The Jaques Cattell Press, Pennsylvania, 277 pp.).
WIJK (R. VAN DER), 1932. — Morphologie und Anatomie der Musci (*in* Verdoorn, 1-40).
WOHLER (A.), 1933. — Entwicklungsgeschichtliche und cytologische Untersuchungen an der Vorkeimen einiger Laubmoose sowie einige Beobachtungen uber die Entwicklung ihrer Stämmchen (*Beih. z. Biol. Pfl.*, **21**, 59-116).
ZEDLBAUER (E.), 1902. — Beobachtung der Keimung bei einigen Laubmoosen (*Oesterr. bot. Zeitschr.*, **52**, 84-85).
—, 1902. — Untersuchungen über Anlage und Entwicklung der Knospen einigen Laubmoose (*Ibid.*, 45-48 ; 96-100).

Source MNHN, Paris

# TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION . . . . . 1

CHAPITRE I : *Matériel et méthodes*. . . . . 7
1. Obtention des spores. . . . . 7
2. Milieux de culture . . . . . 10
3. Récipients de culture. . . . . 15
4. Ensemencement. . . . . 16
5. Chambre de culture . . . . . 17
6. Conditions régnant au voisinage des cultures. . . . . 19
7. Numérations et mesures. . . . . 21

PREMIÈRE PARTIE. GERMINATION DES SPORES.

PLAN. . . . . 22

CHAPITRE II : *Etat des connaissances relatives à la spore et à sa germination*. 22
1. Structure de la spore. . . . . 23
2. Longévité. Influence du stockage des capsules. . . . . 24
3. Déroulement de la germination . . . . . 25
4. Durée de la germination. . . . . 26
5. Facteurs externes influençant la germination . . . . . 27

CHAPITRE III : *La spore. Gonflement et émission des premiers filaments germinatifs*. . . . . 31
1. Données complémentaires sur la structure de la spore. . . . . 31
2. Méthode employée pour observer la germination . . . . . 33
3. Gonflement et émission du filament germinatif. . . . . 34
4. Polarité de la spore. . . . . 36

CHAPITRE IV : *Durée de la germination dans les conditions standard*. 38
1. Contrôle du mode de dénombrement des spores germées. . . . . 38
2. Courbe de germination . . . . . 42
3. Variabilité inhérente aux capsules de souche pure . . . . . 43

CHAPITRE V : *Variations de la durée de germination suivant certains facteurs internes*. . . . . 44
1. Variation suivant la race ou le lot naturel récolté. . . . . 45
2. Influence de la durée de conservation des capsules. Vieillissement . 49
3. Germination des spores immatures. . . . . 51

CHAPITRE VI : *Action de quelques facteurs externes sur la germination*. 54
1. Variation de D avec la température . . . . . 55
2. Variation de D avec l'intensité lumineuse. . . . . 58
3. Effet d'un éclairement temporaire . . . . . 59
4. Nécessité du gaz carbonique pour la germination en milieu minéral. 60
5. Action de quelques inhibiteurs de germination. . . . . 63
6. Action de certaines substances de croissance. . . . . 63

Source MNHN, Paris

CHAPITRE VII : *Action de certains sucres. Amylogenèse au cours de la germination en milieu glucosé* . . . . . 66

I. Action sur la germination. . . . . 66

1. Influence du glucose employé à différentes concentrations. . . . . 66
2. Influence d'autres sucres comparée à celle du glucose. . . . . 70

II. Comportement des plastes en présence de glucose . . 74

1. Formation et caractères de l'amidon . . . . . 75
2. Évolution des amyloplastes. . . . . 76
3. Action de la température . . . . . 78
Acquisition et perte des possibilités de surcharge amylacée. . . . . 79
Observations sur quelques autres espèces de Mousses. . . . . 80

DEUXIÈME PARTIE. CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT DU PROTONÉMA.

PLAN . . . . . 82

CHAPITRE VIII : *Etat des connaissances relatives au protonéma* . . . . . 83

Morphologie du protonéma et terminologie . . . . . 83
1. Cytologie du protonéma. . . . . 87
Mode de croissance et évolution du protonéma. . . . . 87
Formation des bourgeons. . . . . 91
Influence des conditions de culture sur la morphologie et le développement du protonéma . . . . . 93
Influence des facteurs externes sur les filaments germinatifs. . . 94
Influence des facteurs physiques sur le protonéma . . . . . 94
Influence des facteurs chimiques sur le protonéma . . . . . 96
Conclusion . . . . . 100

CHAPITRE IX : *Croissance du protonéma dans les conditions standard*. . . 101

Croissance et morphologie d'ensemble du protonéma . . . . . 101
Apparition et disposition des bourgeons. . . . . 104
3. Comportement et morphologie des stolons. . . . . 105
4. Lois de croissance des stolons . . . . . 110
Mode d'élongation. . . . . 110
Étude quantitative de la croissance . . . . . 111
5. Élongation des stolons à l'échelle horaire. Division cellulaire. . . . 118

CHAPITRE X : *Choix des critères de croissance et de développement. Leur variabilité dans les conditions standard*. . . . . 124

1. Variabilité pour un lot provenant d'une même capsule . . . . . 125
2. Variabilité pour des lots provenant de capsules différentes. . . . . 129
3. Variabilité dans les expériences successives . . . . . 130
4. Expériences complémentaires sur les causes internes de variabilité dans une même souche . . . . . 131

CHAPITRE XI : *Variabilité de forme et de comportement du protonéma suivant les caractères génétiques* . . . . . 132

Caractères des différentes souches. . . . . 134

CHAPITRE XII : *Influence des impuretés contenues dans la gélose*. . . . . 140

1. Influence comparée de différentes qualités de gélose . . . . . 142
2. Effet d'un lavage des géloses. . . . . 145
3. Effet de la concentration en gélose. . . . . 146
4. Influence de la gélose sur le pH du milieu. . . . . 148
5. Résumé et discussion des résultats. Expériences complémentaires. . 149
Conclusion. . . . . 151

Source MNHN, Paris

CHAPITRE XIII : *Examen de quelques problèmes relatifs à la composition du milieu* . . . . . 151
1. Cultures sur milieux de Marchal, de Pringsheim et de Knop. . . . 152
2. Variation de la concentration globale des solutions A et B. . . . . 154
3. Variation de la teneur en nitrates . . . . . 157
4. Variation de concentration ou suppression de certains autres sels dans le milieu . . . . . 160
5. Influence des éléments oligodynamiques. . . . . 161

CHAPITRE XIV : *Discussion de quelques problèmes relatifs à la croissance et au développement du protonéma*. . . . . 166
1. Continuité de la croissance . . . . . 166
2. Longévité des filaments. . . . . 167
3. Caractères différentiels du chloronéma et du caulonéma. . . . . 168
4. Aptitude au bourgeonnement . . . . . 171
5. Emplacement et position des bourgeons. . . . . 172
6. Comparaison avec quelques autres espèces. . . . . 174

CHAPITRE XV : *Résumé des résultats relatifs à la croissance spiralée. Observations et expériences complémentaires*. . . . . 177
1. Parties du protonéma susceptibles de courbure. . . . . 179
2. Facteurs affectant l'intensité et le sens de la spiralisation . . . . . 179
3. Existence des formes spiralées chez d'autres espèces de Mousses . . 182
4. Étude de l'asymétrie du phénomène . . . . . 183

CONCLUSION . . . . . 186

RÉSUMÉ. . . . . 188

BIBLIOGRAPHIE. . . . . 193

Source MNHN, Paris

# Contribution à la flore bryologique africaine (12e article) (1)

par R. Potier de la Varde

## XXIX. — UGANDA

Examen des récoltes faites en Uganda par Miss E. M. Lind au cours de 1956.

*Campylopodium euphorocladum* (C. M.) Besch. — Kagonza forest, 8[illegible] ft. alt. Rocks by road. E. M. Lind, n° 163.

Probablement nouveau pour l'Uganda. Distribution : Archipel indien, Afrique orientale, Aberdare.

*Campylopus Hoehnelii* (C. M.) Par. — Kanaba Pass, 7.000 ft. alt. on rocks. 25.XII.1956, c. fr. juven. E. M. Lind, n° 164.

Il semble que c'est la première fois que cette Mousse, caractéristique du Kilimanjaro, a été rencontrée avec des fructifications. Ceci justifie la description sommaire qui suit : Pédicelles nombreux dans les rosettes terminales, d'abord repliés en deux branches parallèles, en forme d'épingles à cheveux, de sorte que la jeune capsule est longtemps incluse dans la rosette. Pédicelles d'un jaune verdâtre, de 4 à 5 mm. se détendant à la maturité en devenant flexueux. Capsule ovoïde, striée, longue de 2 mm. avec l'opercule. Opercule conique à bec droit. Feuilles périchétiales dressées, appliquées contre le pédicelle. Coiffe cucullee, longuement frangée à la base.

*Leptodontium squarrosum* (Hook.) Par. — Kanaba pass, 7.000 ft. alt. On rocks, 25.XII.1956, c. fr. juven. E. M. Lind, n° 151. Même localité et même date ; Bamboo stems, c. fr. mat. E. M. Lind, n° 161.

*Tortula erubescens* (C. M.) Broth. — Mubende, 4.500 ft. alt. Madadu, Kakumiro Road, Bank near rinning stream, E. M. Lind, n° 148.

*Tortula eubryum* (C. M.) Dix. — Mubende, 4.500 ft. alt. Common on granite rocks. E. M. Lind, n° 149.

*Physcomitrium eurystomum* (Nees) Sendtn. — Kigese swamp, Kigesi, alt. 6.000 ft. On peat at swamp edge. E. M. Lind, n° 165.

Depuis la découverte de cette espèce européenne en Afrique orientale par Fries et Lönberg, de nombreuses récoltes en diverses régions ont confirmé sa fréquence.

(1) **XVIII**, p. 11-105 ; **XX**, p. 1-243 ; **XXII**. p. 6 ; **XXIII**, p. 256 ; **XXIV**, p. 29 ; **XXV**, p. 213 ; **XXVI**, p. 1-7 ; **XXVII**, p. 1-139.

Source MNHN, Paris

*Philonotis imbricatula* Mitt. — Kampala, alt. 3.700 ft. Very common on wet banks. E. M. Lind, n° 167.

*Philonotis strictula* Card. Nyakasura F. Portal, alt. 5.000 ft. *Cladium* swamp. c. spg. E. M. Lind, n° 151.

*Philonotis mauritiana* Aongst. — Kigesi, Elephant valley, alt. 8.000 ft. In swamp on peat. E. M. Lind, n° 160.

A peu près identique à l'echantillon de Curepipe, île Maurice, leg. Robillard, 9.VIII.1892, mais différent du spécimen de l'exsiccata Renauld provenant également de l'île Maurice, leg. Robillard, 1871. Ce dernier est assez proche de *P. imbricatula*.

*Breutelia Stuhlmanni* Broth. — Kigesi, Kanaba pass, 7.000 ft. alt. on rocks, E. M. Lind, n° 159.

*Rhacopilum africanum* Mitt. — Katonga, 4.000 ft. alt. Katonga forest, Mengo, tree near stream c. fr. E. M. Lind, n° 153.

*Rhacopilum Ugandae* Dix. — Mubende, 4.500 ft. alt. Soil at forest edge, mile 3,5 Mubende-Kakumiro road. E. M. Lind, n° 147.

*Braunia secunda* (Hook.) B. E. — Kanaba pass, on rocks. 7.000 ft. alt, E. M. Lind, n° 156. Répandu dans toute l'Afrique centrale et méridionale.

*Forstroemia producta* (Hornsch) Par. — Mubende, soil at forest edge, mile 3,5 Kakumiro-Mubende Road. E. M. Lind, n° 146.

*Pilotrichella ampullacea* (C. M.) Jaeg. — Mubende 1.550 ft. alt. Soil at forest edge, mile 3,5 Kakumiro-Mubende road, with *Calyptothecium Woodii*. E. Lind, n° 145. Kigesi, Kayonza forest 8.000 ft. alt., trees by road. E. M. Lind, n° 158. Nyakasura, Fort Portal, alt. 5.000 ft. E. M. Lind, n° 155.

La détermination de toutes ces récoltes demeure un peu douteuse en raison de la stérilité des echantillons.

*Calyptothecium Woodii* P. de la V. Mubende, 1.550 ft. (voir plus haut). E. M. Lind, n° 144. Lorsque Miss Lind a fait cette récolte ce n'était que la deuxième fois qu'était rencontrée la Mousse précédemment découverte par Wood. Depuis lors elle a été souvent revue.

*Neckera Gromieri* Ther. (*Bulletin Museum Paris*, 1924, p. 244). Kayooza forest, 8.000 ft. alt. Trees by road. E. M. Lind, n° 157.

Cette Mousse ne paraît pas avoir été signalée depuis la récolte de Gromier en Afrique orientale : Lamoru, plateau de Kikuyu, à l'altitude de 2.000 m. Sa place systematique est indiquée par Brotherus (Die Natürlich. Pflanzen famil. 11 Bd. « Nachträge », p. 533) qui la range dans la section « Cryptopodia groupe » Ba§IV.2. Celui-ci comprend : des espèces autoïques, à paraphylles nulles ou très rares avec des feuilles à nervures courtes, fourchues ou nulles, une coiffe nue, les dents du péristome finement papilleuses, striées à la base longitudinalement et obliquement, au endostome normal avec etroits processus à peu près égaux aux dents, les feuilles périchétiales mediocrement et étroitement acuminées. Tous ces caractères se vérifient aisément sur le n° 157 Lind qui est d'ailleurs

Source MNHN, Paris

...salument identique à un fragment de la récolte originale que m'avait ...dis donnée THÉRIOT.

*Thuidium pallidisetum* Dix. — Mubende, 4.500 ft. alt., tree in forest ...ar Kakumira, c. fr. juv. E. M. LIND, nº 143.

*Brachythecium Mildeanum* (Schp.) Schwgr. — Kayonza forest 8.000 ft. (Kigesi). Rocks by road. E. M. LIND, nº 162. Espèce européenne déjà ...ncontrée au Kilimanjaro par HEDBERG. La présente récolte n'est que ...e deuxième pour l'Afrique centrale.

*Rhynchostegium horridum* Broth. — Katonga, 4.000 ft. alt. Katonga ...rest, Mengo trees near stream, c. fr. associé à *Rhacopilum africanum* ...tt. E. M. LIND, nº 153.

*Rhynchostegium Volkensii* (Broth.) Par. — Mubende 4.500 ft. alt. ...Mubuda-Kakumiro road near stream. E. M. LIND, nº 148*a*.

*Erythrodontium subjulaceum* (C. M.) Par. — Mubende 4.500 ft. alt. ...*Erythraea* in grass swamp. E. M. LIND, nº 142. Nyaka, F. Portal, ...s in forest near Lake. E. M. LIND, nº 152.

*Hypnum cupressiforme* L. — Kigesi, Kayonza forest 7-8.000 ft. alt., ...rocks by road. E. M. LIND, nº 153.

*Vesicularia sphaerocarpa* (C. M.) Broth. — Nyakasura, Port Natal, ...000 ft. alt. *Cladium* swamp below school. E. M. LIND, nº 150.

## XXX. — CONGO BELGE

L'examen de récoltes faites par M. E. W. JONES en septembre 1955. Seules seront citées ici les espèces qui paraissent rares ou peu répandues au Congo. Quelques-unes d'entre elles ne sont mentionnées ni dans le prodrome des Bryophytes du Congo belge et du Ruanda Urundi de F. DEMARET (Bruxelles, 1910) ni dans le supplément du même auteur (Bruxelles, 1946). Si l'indication de leur station est suivie de la mention « Nouveau pour le Congo » il doit être bien entendu que cela signifie simplement que leurs noms ne figurent pas dans les deux travaux précités. La prospection bryologique de l'Afrique se fait actuellement à un tel rythme qu'il est probable que depuis 1916 elles ont pu être récoltées et qu'elles figureront dans de prochains recensements.

*Campylopus Hensii*, R. C. — Base of large tree, occasional, in close ...f developed *Brachystegeia* Woodland. Elisabethville, E. W. JONES, nº 786.

*Calympores acanthoneuron* P. de la V. (*Bull. Jard. bot. Bruxelles*, 1947, XVIII, p. 167). — On oil palms by road near the air port, Stanleyville. E. W. JONES, nº 819. Deuxième localité seulement pour l'espèce.

*Calympores mayottense* Besch. — On boles of roadside near the airport, Stanleyville, E. W. JONES, nº 822 (*b*, *c*).

*Trichostomum lorifolium* Broth. et Par. — Covering hole of tortuous old *Bauhinia in savanna* woodland, on one tree only. E. W. JONES, nº 782. Nouveau pour le Congo.

Source MNHN, Paris

*Brachymenium pachyloma* (R. C.) Thér. — Elisabethville, on large tree *in Brachystegeia* woodland. E. W. Jones, n° 787*b*.

*Brachymenium leptophyllum* Schp. On vertical boles of trees up to 6 m. from ground in savanna woodland, Elisabethville, E. W. Jones, n° 779. Nouveau pour le Congo.

*Bryum areoblastum* C. M. — Mixed with *Riccia fluitans* on wet shady earth at side of a stream Luki, Bas Congo. E. W. Jones, n° 826 p.p.

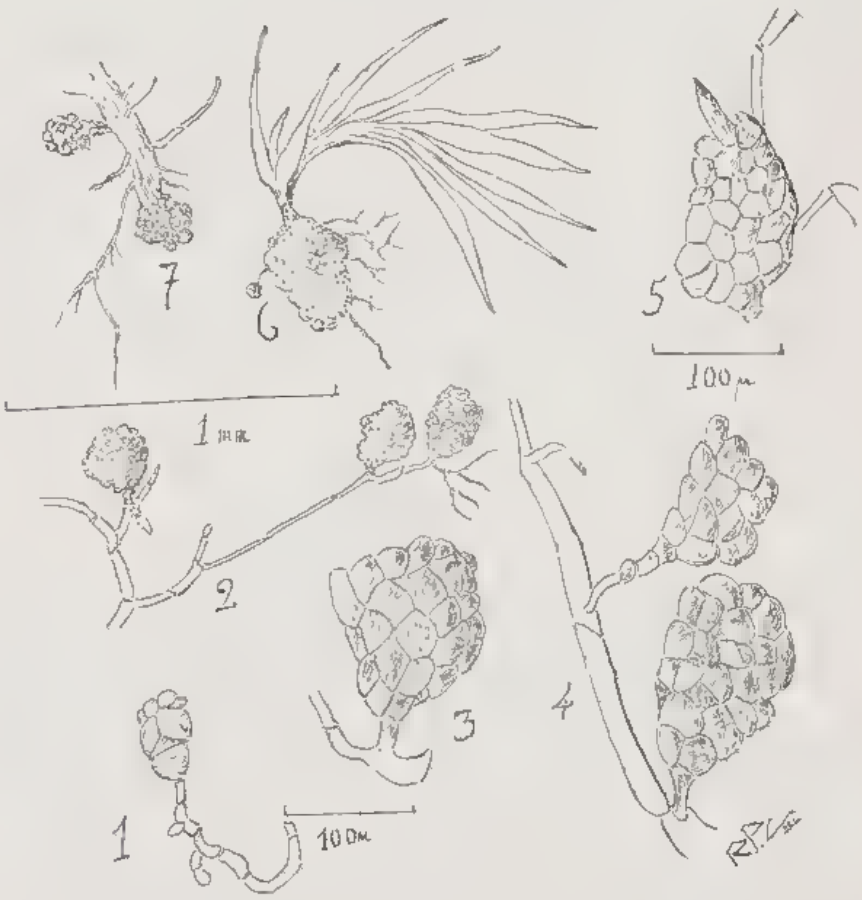



Fig. — *Bryum areoblastum* C. M. — 1, jeune propagule issu d'un protonéma secondaire ; 2, 3, 4, propagules émis par des rhizoïdes ; 5, germination d'un bulbille produisant d'un rhizoïde ; 6, jeune tige stérile avec à sa base le propagule originel persistant ; 7, *id.* avec propagules formés sur la tige.

Il s'agit d'une forme complètement stérile mais abondamment propagulifère. Les propagules qui se présentent sous forme de bulbilles brunâtres, irrégulièrement ovoïdes, très cloisonnés peuvent être au nombre de 30 à 40 pour une seule plante. Leur origine est multiple. La grande majorité est issue des rhizoïdes. De leur germination sort un axe rapidement feuillé qui à son tour peut présenter des bulbilles identiques à sa base. Il arrive aussi que les rhizoïdes donnent naissance à un protonéma secondaire ayant pour origine une cellule sclérifiée. Ce protonéma produit également des propagules. En résumé tous les éléments du gamétophyte sans

Source MNHN, Paris

spécialisation sont susceptibles de produire des bulbilles. On peut voir des tiges isolées ayant conservé à leur base leur vieux propagule original. Celui-ci est à peu près ville et très volumineux. L'aspect de l'ensemble figure assez bien une plante bulbeuse en miniature. Certes dans la sertinn Apalodictyon à laquelle appartient *B. areoblastum* il est courant de rencontrer des propagules sur les tiges ou sur les rhizoïdes mais jamais aussi copieusement et toujours en même temps que des inflorescences. Ici la stérilite étant totale on peut se demander si l'abondance de propagules ne serait pas la manifestation d'une sorte de balancement organique ayant pour effet de compenser l'absence de gamètes. Des observations faites sur place permettraient sans doute des conclusions plus précises.

*Leucodontopsis Cameruniae* (Broth.) Broth. — Stanleyville, on boles o roadside trees near the airport. E. W. Jones, nº 823. Nouveau pour le Congo.

*Fabronia pilifera* Horns. — Boles of trees in *Brachystegeia* woodland, abondant. E. W. Jones, nº 787.

*Leptoischyrodon rongoanus* Dix. — Elisabethville, Acacia, on base of unburned termit mound in savanna. E. W. Jones, nº 794*b*.

*Schwetsrkea Brotheri* Dus. — On boles nf road trees, occasional on sloping surfaces, near the air port Stanleyville. E. W. Jones, nº 166.

*Heterophyllium flexile* (R. C.) Thér. et P. de la V. — Même localité que ci-dessus. E. W. Jones, nº 822*a*.

*Bryosedwickia densa* (Hook.) Biz. et P. de la V. — Elisabethville, Locally abundant on boles of old trees in *Brachystegeia* woodland. E. W. Jones, nº 788.

Source MNHN, Paris

# Contribution to the Mosses of Gough Island

par Edwin B. Bartram

This small but highly suggestive series of mosses from Gough Island, collected by Mr. J. I. van der Werwe on October 15, 1956 and January 20, 1957, was sent to Dr. S. Arnell along with some Hepatics from the National Herbarium, Pretoria, South Africa for determination. Dr. Arnell named the Hepatics and transmitted the mosses to me for study. The results as noted below comprise 22 species two of which seem to be undescribed and 13 not previously recorded from the island. Evidently the moss flora is much more extensive than Christophersen's list (1) would indicate. Should an adequate bryological survey ever be made the moss flora would no doubt be expanded to many times its present size.

An asterisk preceeding the name indicates the species is new to Gough Island.

### Sphagnaceae

* *Sphagnum magellanicum* Brid. — Growing on a hill, 12.389. Plateau on mountains 12.100. Area : North America, South America, Europe, Asia.

**Sphagnum recurvum* Beauv. Growing on a hill, 12.388. Hill slopes, 12.399. Area : North America, South America, Europe, Asia, Africa ?

These collections represent a slender form with leaves scarcely undulate that I thought could be referred to the var *tenue* but Dr. Andrews thinks they might better be referred to the typical form.

*Sphagnum Scotiae* Card. — Growing on a hill, 12.387. Area : Gough Island, Ascension Island.

This material probably represents the first recollection of the species since the fragments which served as a basis for the original description. The broad exposure of the chlorophyllose cells of the branch leaves on both the dorsal and ventral sides is a striking feature. Cardot figures the stem leaves as ligulate but in the present collection they are broadly ovate. Dr. A. LeRoy Andrews has been kind enough to examine the material and agrees that it can hardly represent anything but S. Scotiae. There is a slight admixture og *S. fimbriatum* as noted below.

*Sphagnum fimbriatum* Wils. Growing on a hill, 12.387 in part. Area : North America, South America, Europe, Asia.

(1) Plants of Gough Island — Det Norske Videnskaps-Akad i Oslo, Oslo, 1934.

Source MNHN, Paris

## Dicranaceae

**Dicranella Hookeri* (C. M.) Card. — 1.213*b*, with *Marchantia Berteroana* L. & L. Area : Patagonia, Fuegia, Argentina, Chile, South Georgia, Antarctica, Kerguelen, Crozet Islands, Transval, Tristan da Cunha.

Only a few stems but enough to provide a new record for the island.

*Campylopus vesticaulis* Mitt. — 12.384. Area : Tristan da Cunha.

*Dicranodontium insularum* Bartr. sp. nov. — *Sat robustum, dense caespitosum, caespitibus pallide viridibus, intus fuscescentibus. Caulis ad 9 cm. longus, sparse ramosus, dense foliosus ; folia sicca falcato-secunda, comalia arcte hamatula, humida saepe erecto-patentia vel subsecunda, 7-8 mm. longa, e basi oblonga, concava, sensim longe setacea, canaliculata, marginibus superne serrulata, caetera erecta, integra ; costa valida, longe excurrente, ad basin 90 μ lata ; cellulis superioribus linearibus, basilaribus infernis linearibus, valde porosis, externis angustioribus sed limbum haud efformantibus, alaribus numerosis, laxis, hyalinis vel fuscis. Caetera ignota.*

No. 12.396, Jan. 20, 1957, mixed with *Dicranoloma Harioti* (C. M.) Par.

As compared with the unpublished *D. tristianense* Dix. & Ther. from Tristan da Cunha the present plants are rather larger with longer leaves shortly toothed on the margins for some distance below the apex and with narrower, porose basal cells.

*Dicranoloma imponens* (Mont.) Broth. — Growing on the hills, 12.397*b*. Area : Fuegia, Tristan da Cunha.

Several small tufts growing in a mat of *Thuidium curvatum* Mitt.

*Dicranoloma Harioti* (C. M.) Par. — 12.396*a*, with *Dicranodontium insularum* Bartr., 12.383, 12.395. Area : Fuegia, Tristan da Cunha.

*Dicranoloma atlanticum* Bartr. sp. nov. — *Caespitosum, caespitibus densis, lutescenti-viridibus, nitidis. Caulis 4-5 cm. altus, parce ramosus. Folia 8-9 mm. longa, e basi ovata sensim acuminata, canaliculata, conferta, sicca et humida erecto-patentia ; marginibus erectis, superne serrulatis ; costa tenuis, ad basin circa 75 μ lata, sat longe infra apicem folii evanida ; cellulis superioribus linearibus, porosis, basilaribus anguste linearibus, incrassatis, valde porosis, alaribus numerosis, fuscis, oblongis. Caetera ignota.*

No. 12.386, Oct. 15, 1956.

This species seems to have some affinity with the unpublished *D. perdecurrens* Dix. from Tristan da Cunha but the distinctions are sharply marked. In *D. perdecurrens* the leaves are strongly decurrent and entire or very minutely denticulate in the finely subulate point while in *D. atlanticum* the leaves are not noticeably decurrent and the subula is broad and coarsely serrate on the margins with the costa ending below the bluntish apex.

## Grimmiaceae

**Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. — Growing on hills, 12.398. Area : Cosmopolitan ; North America, South America, Europe, Asia, Africa, etc.



Source MNHN, Paris

### Bryaceae

*Bryum tenellicaule* Card. — With *Marchantia Berteroana* L. & L., 4.243*a*, 4.244*a*. Area : Tristan da Cunha.

### Rhizogoniaceae

**Rhizogonium spiniforme* (Hedw.) Bruch. — With *Bazzania Skottsbergii* (St.) Fulford. Area : Cosmopolitan in Tropical and subtropical regions, also in Tristan da Cunha.

### Bartramiaceae

*Philonotis capillata* Mitt. With *Neohodgsonia mirabilis* H. Persson, 1.242*a*. With *Andreaeophia confluens*, 12.380*a*. Area : Tristan da Cunha.

**Breutelia tenuifolia* (Mitt.) Par. High mountain slopes, 12.392. Area : Tristan da Cunha.

### Ptychomniaceae

**Ptychomnion densifolium* (Brid.) Jaeg. 12.391. Area : Tristan da Cunha.

### Phyllogoniaceae

**Phyllogonium viscosum* (Beauv.) Mont. — 12.385. Area : Bourbon, Tristan da Cunha, Central America, South America.

### Leskeaceae

**Thuidium curvatum* Mitt. Growing on the hills, 12.397. With *Ptychomnion densifolium* (Brid.) Jaeg., 12.391*a*. Area : Tristan da Cunha.

### Brachytheciaceae

*Brachythecium subpilosum* (H. f. & W.) Jaeg. Growing with *Ptychomnion densifolium* and *Thuidium curvatum*, 12.391*b*. Area : Patagonia, Fuegia, Falkland Islands, South Georgia, Kerguelen, Antarctica.

*Rhynchostegium isopterygioides* Card. — 12.382. Area : Tristan da Cunha.

### Hypnaceae

**Hypnum cupressiforme* Hedw. — Growing on the hill, 12.390. At edge of stream, 12.401. Area : Cosmopolitan.

**Hypnum cupressiforme* Hedw. var. *subjulaceum* Mol. Growing sparsely in a mat of *Thuidium curvatum* Mitt., 12.397*a*. Area : Europe, Asia, North America, Tristan da Cunha.

### Polytrichaceae

*Polytrichadelphus magellanicus* (Hedw.) Mitt. — Beside rocks, 12.393. Area : Juan Fernandez, Chile, Patagonia, Fuegia, Falkland Islands, New Zealand, Australia, Tasmania, Tristan da Cunha.

Source : MNHN, Paris

# Contribution à l'étude de la Bryoflore de la Charente-Maritime. (II)

par R. B. Pierrot, Chatelaillon (Chte-Mme)

---

A - Espèces nouvelles pour l'Aunis et la Saintonge.

Un travail précédent sur la bryoflore de la Charente-Maritime (5) indique 291 espèces de Muscinées dans le département. Depuis, nous avons, seul ou avec M. Charrier, allongé la liste des localités et trouvé 20 espèces nouvelles :

*Dichilon calyculatum* (Dur. et Mt.) Schiff. — Médit.-atlant. — Benon, Agonnay.

*Congylanthus ericetorum* (Rad.) Nees. — Médit.-atlant. — Agonnay.

*Lophozia excisa* (Dicks.) Dum. — Circumb. — Agonnay, Benon.

*Sphaerocarpus texanus* Aust. — Euryatlant. — Saint-Just, Fouras, L'Houmeau.

*Riccia subinermis* Lindb. — Subatlant. — Agonnay. (N'est, pour la plupart des auteurs, qu'une variété de *R. glauca* L.)

*Riccia subbifurca* Wstf. — Médit.-atlant. — Trizay.

*Fissidens inconstans* Schpr. — Eurymédit. — Saint-Just, Trizay, La Jarne.

*Fissidens Bambergeri* Schimp. — Euryatlant.-médit. — Agonnay, Benon. (A Agonnay, sur les Chaumes de Sèchebec, cette espèce se présente sous une forme xérophile à feuilles acuminées-aigues, voisine de certaines récoltes de P. et V. Allorge en Espagne (var. *acutiusculus* P. et V.). Nous remercions M. Potier de la Varde qui a examiné cette récolte.)

*Fissidens exilis* Hedw. — Subatlant. — Benon.

*Anisothecium crispum* (Hedw.) Lindb. — Circumb. — Aunis.

*Dicranum Bonjeani* de Not. — Circumb. — La Garde, Benon, Saint-Christophe.

*Aschisma carniolicum* (W. et M.) Lindb. — Eumédit. — Agonnay.

*Leptobarbula berica* (de Not.) Schpr. — Eurymédit. — Agonnay, Chatelaillon, Trizay, Ardillères, Saint-Laurent-de-la-Prée, Saint-Martin-

Source MNHN, Paris

de-Ré, Sainte-Radegonde, Saint-Agnant, Champagne. En 1957 et 1958, cette espèce abondamment fructifiée était très répandue sur les calcaires tendres à exposition moyenne de la région de Pont-l'Abbé-d'Arnoult (7).

*Trichostomum viridulum* Bruch. Submédit. - Dompierre.

*Tortella inflexa* (Bruch) Bruth. — Enmédit. — Saint-Agnant (1950), La Rochecourbon, Trizay, Ardillères, Agonnay, La Flotte-en-Ré, Saint-Martin-de-Ré, Yves, Benon, La Jarne, Sainte-Radegonde (7).

*Acaulon mediterraneum* Limp. — Eumédit. (?). — Benon.

*Phascum Floerkeanum* W. et M. — Circumb. — Chatelaillon, Le Bois-en-Ré, La Couarde, Agonnay, Yves.

*Ephemerum minutissimum* Lindb. Médit.-atlant. — Benon.

*Ephemerum sessile* (B. et S.) C. Müll. — Circumb. Benon.

*Ephemerum recurvifolium* (Dicks.) Boul. — Subatlant. — Assez commun en Aunis en 1954. Très peu revu ultérieurement.

*Webera annotina* (Hedw.) Bruch. — Circumb. — Montendre.

*Zygodon conoideus* (Dicks.) H. et T. — Euryatlant. — Bussac.

*Ulota phyllantha* Brid. — Euryatlant. Les Portes et Le Bois-en-Ré.
Ces localités reportent vers le Sud la limite de l'aire de l'espèce en France.

*Climacium dendroides* (Dill., L.) W. et M. — Circumb. (avec disjonction australe). — Montendre.

*Neckera pumila* Hedw. — Subatlant. — Rivedoux.

*Rhytidiadelphus squarrosus* (L.) Wstf. — Circumb. La Garde.

Cette liste montre que 11 des espèces nouvelles sur 26 peuvent être rapportées à l'élément méditerranéen. Il semble donc que l'on puisse tirer du catalogue actuel de la Bryoflore charentaise des indications précises sur le caractère méridional de cette flore. Les espèces qui viendront s'ajouter aux 317 recensées ne pourront vraisemblablement qu'accentuer ce caractère.

## B. — L'élément méditerranéen dans la Bryoflore d'Aunis et Saintonge.

La nette thermophilie des Muscinées charentaises a déjà été signalée (5). La dessiccation estivale et la nature calcaire du sol favorisent les espèces méridionales (environ 35 %) et écartent les espèces atlantiques (environ 11 %).

En adoptant — avec les mêmes réserves qu'eux sur le caractère provisoire de certains termes — la classification des espèces méridionales employée par divers auteurs lors de récentes études (V. et P. Allorge (1); R. Gaume (3, 4)), l'élément méditerranéen se répartit en euméditerranéennes, méditerranéennes-atlantiques, subméditerranéennes et euryméditerranéennes.

Eumediterranéennes. — « Espèces limitées à la région méditerranéenne

Source MNHN, Paris

ou n'en franchissant que rarement les limites et en localités très isolées » (ALLORGE).

Elles sont représentées par 3 espèces remarquables croissant notamment sur les célèbres chaumes à *Evax Cavanillesi* Rouy de Sèchebec. La première constitue, d'autre part, des tapis serrés sur la falaise Trizay :

*Cheilothela chloropus* — *Tortella inflexa*
*Aschisma carniolicum*

*Cheilothela chloropus*, rare en France dans la région méditerranéenne, pousse quelques avant-postes par le Quercy jusqu'à Noirmoutier et Belle-Ile. On en connaît une localité en Angleterre. Nous ne l'avons vu qu'à l'état stérile. *Tortella inflexa* que nous récoltons depuis 1950 est très fréquent sur les calcaires tendres de la Saintonge, plus rarement de l'Aunis. La plante fructifie abondamment, mais elle présente généralement des feuilles plus longues et plus étroites que celles du type (6), *Aschisma carniolicum* est une grande rareté signalée seulement d'une dizaine de localités de la région méditerranéenne en France (6). Sa présence en Saintonge est donc pleine d'intérêt. Il est vrai que la petitesse de la plante la fait passer inaperçue ; seules ses capsules d'une belle teinte cuivrée attirent l'attention au cours de patientes reptations sur le sol dénudé. A ce groupe on pourrait rattacher *Acaulon mediterraneum*, autre espèce minuscule et mal connue dont la répartition demande de nouvelles recherches.

Méditerranéennes-atlantiques. — « Leur aire est méditerranéenne mais elles s'avancent le long du littoral atlantique jusqu'en Bretagne, Cornouaille britannique, Écosse et même le sud de la Norvège. » Ce sont :

*Cephaloziella Baumgartneri*
*Dichiton calyculatum*
*Gongylanthus ericetorum*
*Leiocolea turbinata*
*Phascum piliferum*
*Pottia recta*
*Tortula Vahliana*
*T. marginata*
*Southbya nigrella*
*S. stillicidiorum*
*Cololejeunea Rossettiana*
*Phragmicoma Mackayi*
*Riccia subinermis*
*R. commutata*
*R. subbifurca*
*Trichostomum caespitosum*
*Tortella flavovirens*
*Dialytrichia mucronata*
*Ephemerum minutissimum*
*Funaria obtusa*
*Plasteurhynchium striatulum*
*P. meridionale*
*Bryum murale*
*B. Donianum*
*Habrodon perpusillus*
*Scorpiurium circinatum*
*Rhynchostegiella Teesdalei*
*Oxyrrhynchium pumilum*

Cette liste renferme des espèces assez banales, mais aussi de grandes raretés. *Dichiton calyculatum* est commun par places en forêt de Benon. *Southbya stillicidiorum* n'a pas été signalé au nord de la Sèvre Niortaise, cependant que *Phragmicoma Mackayi* est bien à sa place entre ses localités bretonnes et basques. *Riccia commutata*, espèce peu connue, se trouve çà et là mais disparaît d'une année à l'autre. *Tortula Vahliana*, par ailleurs très rare en France, est abondant çà et là sur les falaises maritimes ; ses localités ont réduit l'hiatus entre la Grande-Bretagne et les Canaries. *Tortella flavovirens*, très commun, est un des pionniers des sables littoraux où il fructifie abondamment. *Scorpiurium circinatum* est extrêmement abondant sur les murs, les rochers et les talus secs ; mais sa fructification est exceptionnelle.

D'autres espèces du groupe méditerranéen-atlantique ont une aire

Source MNHN, Paris

plus vaste que celles de la liste ci-dessus. Elles se retrouvent en Amérique du Nord (disjonction méditerranéo-californienne de P. Allorge) :

*Cololejeunea minutissima*
*Sphaerocarpus Michelii*
*Riccia nigrella*
*Fissidens Bambergeri*
*F. julianus*
*Tortella nitida*
*Acaulon muticum*
*Pottia Starkeana*
*Tortula laevipila*
*T. pagorum*
*Grimmia orbicularis*
*Zygodon viridissimus*
*Scleropodium illecebrum*

Certaines sont très répandues sur le littoral, telles *Cololejeunea minutissima* et *Tortella nitida*. *Zygodon viridissimus* est très souvent fertile.

Quelques espèces cosmopolites se comportent en Europe comme des méditerranéennes-atlantiques. Ce sont, en Charente-Maritime :

*Hymenostomum tortile*
*Tortula atrovirens*
*Tortula papillosa*
*Physcomitrium pyriforme*

Subméditerranéennes. — « Débordent largement soit vers l'Europe orientale, soit vers l'Europe occidentale. » Elles sont bien représentées :

*Fissidens mildeanus*
*Campylopus introflexus*
*Astomum Levieri*
*Weisia rutilans*
*Trichostomum crispulum*
*T. viridulum*
*Barbula sinuosa*
*B. hornschuchiana*
*B. revoluta*
*Phascum curvicollum*
*Pottia rufescens*
*P. mutica*
*Tortula laevipilaeformis*
*Grimmia crinita*
*Funaria fascicularis*
*Thamnium alopecurum*
*Rhynchostegium confertum*
*R. megapolitanum*
*R. murale*
*Rhyachostegiella algiriana*

Ces espèces sont, pour la plupart, très répandues dans notre région et beaucoup y fructifient. On doit noter l'extrême abondance de *Pottia mutica* sur les falaises maritimes.

Euryméditerranéennes. — « Espèces disjointes qui se retrouvent dans d'autres régions à climat de type méditerranéen (Californie, Cap, par exemple). » Avec R. Gaume (**3**), « on peut distinguer 3 catégories parmi les espèces euryméditerranéennes ; celles qui ont à peu près la même répartition que les subméditerranéennes, mais qui se retrouvent en Amérique du Nord ; celles qui se rencontrent dans tout l'hémisphère boréal, et un petit nombre enfin qui sont cosmopolites ».

La première catégorie comprend :

*Gyroweisia tenuis*
*Leptobarbula berica*
*Tortella caespitosa*
*Didymodon luridus*
*Barbula acuta*
*Acaulon triquetrum*
*Pottia bryoides*
*Pterygoneurum cavifolium*
*Crossidium squamigerum*
*Funaria dentata*
*Orthotrichum tenellum*
*Rhynchostegiella curviseta*

Dans la deuxième figurent :

*Fissidens impar*
*F. inconstans*
*Anisothecium rubrum*
*Astomum crispum*
*Hymenostomum microstomum*
*Tortella inclinata*
*Pleurochaete squarrosa*
*Barbula fallax*
*B. vinealis*
*Aloina ericaefolia*
*A. aloides*
*Cinclidotus fontinaloides*
*Mniobryum carneum*

Source MNHN, Paris

La troisième renferme des espèces thermophiles cosmopolites :

*Lunularia cruciata*
*Reboulia hemisphaerica*
*Targionia hypophylla*
*Fissidens incurvus*
*Encalypta vulgaris*
*Gymnostomum calcareum*
*Eucladium verticillatum*
*Trichostomum brachydontium*
*Didymodon tophaceus*
*Tortula montana*
*Bryum bicolor*
*B. erythrocarpum*
*B. torquescens*
*Orthotrichum diaphanum*
*Pterogonium ornithopodioides*
*Leptodon Smithii*

Beaucoup de ces espèces ont de très nombreuses localités en Aunis et Saintonge. Parmi les plus banales figurent *Pleurochaete squarrosa*, *Barbula vinealis* et sa variété *cylindrica*, *B. fallax*, *Aloina ericaefolia*, *Trichostomum brachydontium*, *Tortula montana*, *Bryum bicolor*, *B. torquescens*. *Leptodon Smithii* est très répandu en Aunis sur diverses essences, mais n'y fructifie que rarement. *Leptobarbula berica* sur les calcaires tendres de Saintonge, est très souvent associée à *Tortella inflexa*.

***

Dans l'état actuel de nos connaissances, les espèces d'Aunis et Saintonge considérées comme méridionales sont au nombre de 110 sur les 317 dénombrées, soit près de 35 %. Poirion estime que la flore phanérogamique contient environ 35 % d'espèces méridionales (8). On arrive donc, sur le plan de la statistique, au même nombre pour les deux flores. Remarquons en passant que les « hauts-lieux » de la phanérogamie charentaise ont révélé une grande richesse en Muscinées très rares. C'est le cas de Sèchebec, commune d'Agonnay, où croissent *Dichiton calyculatum*, *Fissidens Bambergeri*, *Cheilothela chloropus*, *Aschisma carniolicum*, *Leptobarbula berica* et *Tortella inflexa*.

***

L. Gaume a tiré les conclusions de ses études bryogéographiques sur la région parisienne et la Bretagne (3, 4). Ces régions ont été beaucoup plus fouillées que l'Aunis et la Saintonge ; leur géologie est plus complexe ; elles comptent beaucoup plus d'espèces. Elles ont, l'une et l'autre, sensiblement la même proportion de méditerranéennes, soit un peu plus de 20 %. Sur les seuls pourcentages, il est difficile de faire des comparaisons entre ces régions et la nôtre. En effet, la Charente-Maritime est presque entièrement dépourvue de rochers siliceux et de grandes masses boisées favorables au développement des espèces atlantiques. La proportion des espèces méditerranéennes s'en trouve augmentée. Si l'on compte les espèces, on arrive, à quelques unités près, au même nombre pour les trois régions. En somme on pourrait dire que l'Aunis et la Saintonge sont plus caractérisées par l'absence d'espèces atlantiques que par la présence d'espèces méridionales.

Mais cette conclusion statistique n'est pas conforme à la réalité donnée par les relevés qui montrent l'abondance et la constance des espèces méridionales dont beaucoup semblent trouver d'excellentes conditions de développement et de fructification. C'est là qu'il faut voir le véritable caractère méditerranéen de la bryoflore charentaise.

Source MNHN, Paris

En ce qui concerne la Bretagne, la rareté de beaucoup de Muscinées méridionales est une conséquence du manque de terrains calcaires. La région parisienne, formée de terrains plus variés, présente plus d'affinités avec la Charente-Maritime. C'est ainsi que la « petite association à *Cephaloziella Baumgartneri* et *Southbya nigrella* », très bien représentée en Aunis et Saintonge, se retrouve autour de Paris, mais manque en Bretagne. La même remarque s'applique à diverses espèces telles que *Grimmia crinita, Hymenostomum tortile, Leptobarbula berica, Acaulon triquetrum, Plasteurhynchium striatulum.* D'autres Muscinées répandues dans notre région et autour de Paris sont rares ou très rares en Bretagne : *Astomum crispum, Pottia bryoides, Pterygoneurum cavifolium, Crossidium squamigerum, Grimmia orbicularis, Rhynchostegiella curviseta.*

Par contre, diverses espèces assez communes en Charente-Maritime et en Bretagne manquent ou sont très rares dans la région parisienne : *Cololejeunea minutissima, Tortella flavovirens* (qui ne s'éloigne guère des côtes), *Leptodon Smithii, Scorpiurium circinatum* ; cependant que d'autres, assez bien représentées dans notre région, ne se retrouvent plus ou rarement dans les deux autres régions considérées : *Cololejeunea Rossettiana, Tortella inflexa, T. nitida, Plasteurhynchium meridionale, Rhynchostegium megapolitanum.*

Deux espèces, très rares en Charente-Maritime, n'ont encore jamais été signalées dans l'ouest et le nord de la France : *Southbya stillicidiorum* et *Aschisma carnioticum.* Deux autres Muscinées, rares en Saintonge et en Bretagne, ne se retrouvent pas vers le Nord dès qu'on s'éloigne des côtes : *Pragmicoma Mackayi* et *Cheilothela chloropus.* Le cas de *Tortula Vahliana* doit être considéré à part. Les exigences de cette plante, qui pousse sur le sol argilo-calcaire presque vertical des falaises maritimes, ne semblent pas permettre sa présence sur d'autres points du littoral atlantique français sauf probablement au sud de la Vendée et peut-être vers Biarritz. Elle pourrait aussi se trouver sur les falaises de la Manche qui facilitent à diverses thermophiles une extension vers le Nord. (Une Crucifère méditerranéenne-atlantique, *Brassica oleracea* L. est connue des falaises de la Gironde et de celles de la Manche.)

Le Pays basque, remarquablement étudié par P. et V. Allorge, possède un peu moins de méditerranéennes que notre région. Sa flore bryologique, mieux caractérisée par les espèces atlantiques et les espèces subtropicales telles que *Telaranea nematodes, Jubula Hutchinsiae, Dumortiera hirsuta, Marchantia paleacea,* a beaucoup plus d'affinités avec elle de Bretagne qu'avec celle de Charente-Maritime. On ne peut qu'être frappé par la rareté des petites Pottiacées annuelles (2 *Pottia* contre 10 en Charente-Maritime, 1 *Phascum* contre 5, 0 *Acaulon* contre 3. On compte actuellement 69 Pottiacées en Charente-Maritime, soit 22 % de la bryoflore). Cependant, il semble bien que le Pays basque n'ait pas eu de collecteur habitant la région. Il a été visité systématiquement, mais surtout pendant la période estivale, peu propice à la recherche des petites espèces annuelles. Nous sommes persuadé que des recherches menées l'hiver sur la côte basque amèneraient la découverte de Pottiacées méditerranéennes telles que *Pottia recta, P. mutica, Acaulon triquetrum,* etc., si communes sur les falaises charentaises.

Récemment, M. Charrier a publié le catalogue des Muscinées du département de la Vendée (2). Ce catalogue, très complet, fruit d'un

Source MNHN, Paris

demi-siècle de recherches, comporte 116 espèces, soit une centaine de plus que celui de la Charente-Maritime. La prospection beaucoup plus longue, la géologie vendéenne expliquent cette différence importante. Mais aucune étude sur la bryogéographie de la Vendée n'a été entreprise. Peut-être, maintenant que la bryoflore du littoral atlantique est mieux connue (Bretagne, Vendée, Charente-Maritime, Pays basque), serait-il souhaitable d'élaborer un travail d'ensemble sur ce domaine botanique. Cependant, en ce qui concerne les espèces méridionales, la Charente-Maritime présente une originalité qu'il semble difficile d'inclure dans ce cadre.

## Bibliographie


1. Allorge (V. et P.), Les éléments méditerranéens dans la Bryoflore du Pays basque (*Rev. bryol. et lich.*, **XIX** p. 229).
2. Harrier (J.), Catalogue des Muscinées du département de la Vendée (*Ann. de la Soc. des Sc. nat. de la Charente-Maritime*, **IV**, fasc. 1, mars 1958).
3. Gaume (R.), Les Bryophytes méditerranéennes de la flore parisienne (*Rev. bryol. et lich.*, **XVIII** p. 47).
4. Gaume (R.), Les éléments de la flore bryologique de Bretagne (*Rev. bryol. et lich.*, **XXI**, p. 229 ; **XXII**, p. 20 et 141 ; **XXIII**, p. 291)
5. Pierrot (R. B.), Contribution à l'étude de la bryoflore de la Charente-Maritime (*Rev. bryol. et lich.*, **XXII**, p. 62).
6. Muscinées nouvelles des Chaumes-de-Séchelles (*Bull. de l'Union des Soc. françaises d'Hist. nat.*, n° 22, p. 73).
7. — *Tortella inflexa* (Bruch) Broth. et *Leptobarbula berica* (de Not.) Schimp. en Charente-Maritime (*Bull. de la Fédération française des Sc. nat.*, 2e série, n° 14, juillet 1958, p. 81).
8. Poirion (L.), La flore méridionale en Charente-Inférieure (*Ann. de la Soc. des Sc. nat. de la Charente-Inférieure*, **III**, fasc. 2, 1938, p. 9).


Source MNHN, Paris

# Action de quelques milieux nutritifs sur le développement de *Sphagnum inundatum* Warnst.

par J. Courtejaire

Les Sphaignes sont des plantes à part dont la biologie intime nous échappe encore en grande partie. On connaît cependant leur grande exigence en eau limpide, peu minéralisée ; de même leur calcifugie est bien connue.

Dans une précédente étude j'ai tenté d'envisager l'influence des facteurs édaphiques sur la répartition du genre *Sphagnum* dans le massif tarnais du Sidobre (1).

Avec un matériel récolté dans cette région et interessant l'espèce *Sphagnum inundatum* Warnst., j'ai pratiqué au laboratoire diverses expériences sur le développement de ce végétal en rapport avec des solutions nutritives. Les résultats obtenus me permettent de préciser un peu le rôle de ces milieux naturels.

## I — Matériel et technique

1° Les milieux utilisés sont ceux de Marchal, Detmer-Dop, Knop, Knop-Dop, dont les compositions chimiques ordinaires sont indiquées dans le tableau suivant :

Chacun de ces milieux a été amené à la valeur de pH : 4,4, que le travail antérieur me fait prendre pour moyenne favorable à l'espèce considérée. Cette valeur de pH a été acquise par adjonction de HCl à N/20.

A partir de ces solutions, j'ai préparé des dilutions à 5, 10 et 20 fois afin d'étendre la minéralisation des milieux.

Les Sphaignes ont été groupées en petites masses, placées dans leur position physiologique et immergées exactement dans les solutions. Les différents niveaux ont été soigneusement repérés et maintenus constant tout au long des expériences. Un dispositif spécial permettait la régénération quotidienne, en profondeur, des solutions sans perturber sensiblement les échantillons.

2° C'est l'activité de chaque « culture » que j'ai observée sur une période de 40 jours. Le critère utilisé était la nette emmersion des tiges et l'apparition de nouveaux axes.

(1) *Rev. bryol. et lichénol.*, **XXVII**. fasc. 3-4, p. 172-178, 1958.

Source MNHN, Paris

Ces observations quotidiennes minutieuses étaient alors les seules qui permettaient d'obtenir un schéma d'ensemble de l'évolution de chaque masse de Sphaignes. Elles donnaient une idée de la vie des divers petits sphagnetums, de la réaction physiologique de la plante vis-à-vis des solutions offertes.

*Tableau des compositions en sels minéraux des différents milieux.*

Les valeurs indiquées sont exprimées en grammes pour 1.000 cc. d'eau distillée.

| | milieu de Marchal | milieu de Detmer-Dop | milieu de Knop | milieu de Knop-Dop |
|---|---|---|---|---|
| $PO_4H_3(NH_4)$ | 0,50 | .... | .... | .... |
| $PO_4H_2K$ | .... | 0,50 | 0,25 | 0,50 |
| $NO_3(NH_4)$ | 1,00 | .... | .... | .... |
| $NO_3K$ | .... | .... | .... | 0,50 |
| $(NO_3)_2Ca$ | .... | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| $SO_4K_2$ | 0,50 | .... | .... | .... |
| $SO_4Mg,7H_2O$ | 0,50 | 0,50 | 0,25 | 0,50 |
| $SO_4Ca$ | 0,50 | .... | .... | .... |
| $(SO_4)_3Fe_2$ | 0,01 | .... | .... | 0,25 |
| $Cl_2Ca,2H_2O$ | .... | .... | 0,12 | .... |
| $ClK$ | .... | 0,50 | .... | .... |
| $Cl_3Fe$ | .... | 0,01 | .... | .... |

## II. — Résultats des observations

Les résultats d'ensemble sont résumés dans les diagrammes qui suivent, établis pour chaque milieu envisagé. Sur chacun d'eux sont portées les courbes relatives aux trois dilutions étudiées.

### 1° *Influence de la concentration.*

*a*) Concentration globale.

Tous les diagrammes nous montrent, avec la plus grande évidence, le maximum d'activité pour les solutions diluées 20 fois. Mise à part la période d'organisation initiale (les 10 premiers jours), le développement va en croissant de la dilution 5 à la dilution 20 en passant par la dilution 10.

Donc, pour les trois concentrations des milieux étudiés, *le développement est d'autant plus important que la concentration globale des milieux est plus faible.*

Cette constatation rejoint les observations de terrain qui ont montré chaque fois la faible minéralisation des eaux de tourbières, surtout —

Source MNHN, Paris

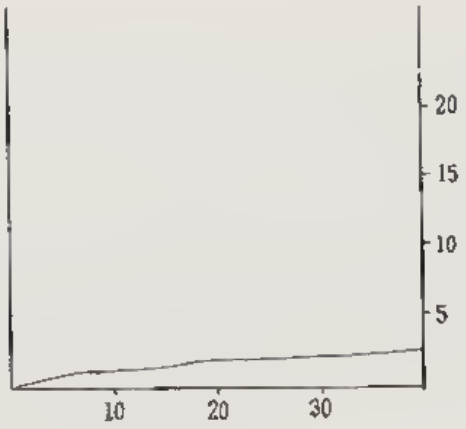
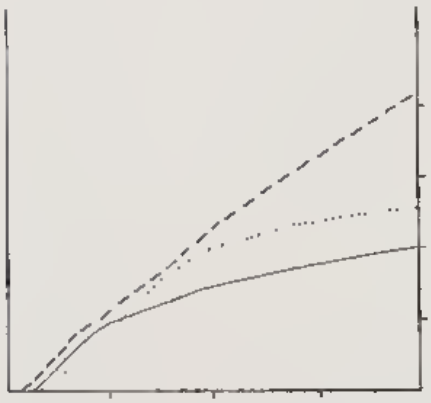
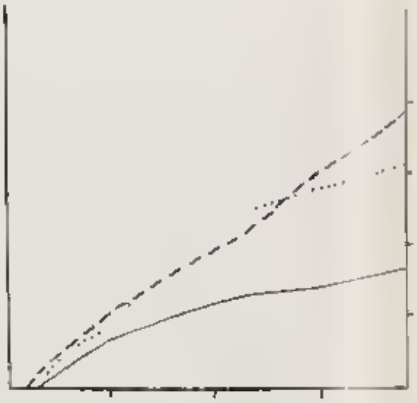


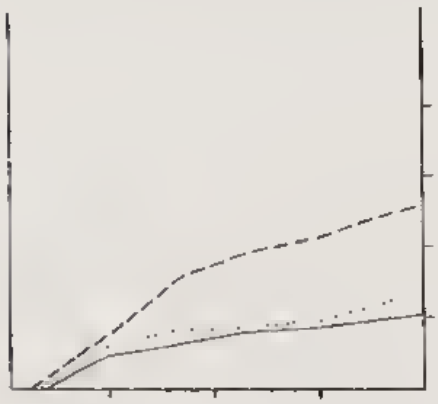

Diagramme témoin.



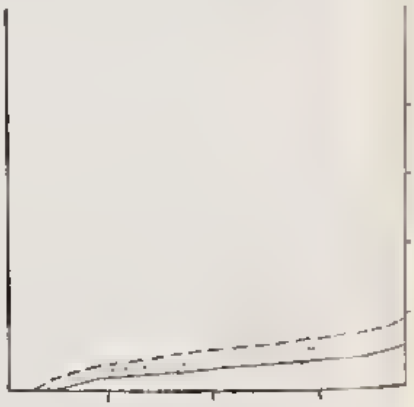
Diagrammes I.



Diagrammes II.



Diagrammes III.



Diagrammes IV.

*Diagrammes du développement de* Sphagnum inundatum Warnst. *dans les divers milieux*

témoin : eau distillée,
I : milieu de Knop,
II : milieu de Knop-Dop,
III : milieu de Detmer-Dop,
IV : milieu de Marchal,
en trait plein : dilution 5 fois,
en pointillés : dilution 10 fois,
en tirets : dilution 20 fois.

(En abscisses est porté le temps évalué en jours ; en ordonnées, le nombre de têtes de Sphaignes réellement emmergées ou nouvellement formées.)

Source MNHN, Pari

et c'est le cas pour le massif du Sidobre — lorsque celles-ci sont établies sur des bassins d'élimination. La capacité d'absorption des masses de Sphaignes est si grande qu'elle leur permet l'utilisation des substances dissoutes même en très petite quantité.

*b*) Concentration particulière de chaque sel.

Pour les 4 milieux employés, il est des sels fondamentaux qui se trouvent présents dans chacun d'eux, ce sont : PO4H2K ; (NO3)2Ca ; SO4Mg, 7H20. D'autres, dont l'action n'en demeure pas moins importante, sont diversement présents et différencient les milieux.

Si donc, pour les milieux de Knop et de Knop-Dop tous deux assez également favorables au développement, nous n'envisageons que les « trois sels principaux », nous notons une concentration spécifique différente. C'est ainsi que PO4H2K et SO4Mg, 7H20 ont une valeur double dans la formule Knop-Dop que dans celle de Knop. Comme ce dernier milieu paraît un peu plus convenable à *Sphagnum inundatum*, il est bien possible qu'outre la composition minérale des solutions, *la faible concentration de certains sels importants soit un facteur agissant sur le développement des Sphaignes* en général. En effet ce groupe végétal est très sensible aux modifications de la composition du milieu aqueux dans lequel il vit obligatoirement et auquel il est étroitement lié.

Sous ces deux aspects (global et spécifique), l'influence de la concentration du milieu aqueux en éléments minéraux permet aux Sphaignes une grande possibilité de vie, en minimisant les risques des approvisionnements saisonniers en eau d'alimentation.

Si la faible minéralisation des eaux se vérifie dans la plupart des tourbières, nous n'oublierons pas que les conditions de vie des Sphaignes sont aussi dominées par l'interférence de facteurs biologiques, tel les complexes humiques.

### 2° *Influence de la composition des milieux.*

L'examen des diagrammes donne une idée synoptique du rôle du milieu sur le développement de *Sphagnum inundatum*. Les milieux les plus favorables sont ceux de Knop et de Knop-Dop, alors que la solution de Marchal convient le moins.

Ces différences dans l'activité des « petits sphagnetums » sont liées aux compositions chimiques des milieux, à la présence et à la combinaison des ions. Si on considère de façon absolue le nombre d'éléments minéraux en dissolution dans chaque milieu, on a les valeurs suivantes :

| | |
|---|---|
| milieu de Knop. . . . . | 4 |
| milieu de Knop-Dop. . . . . | 5 |
| milieu de Detmer-Dop. . . . | 5 |
| milieu de Marchal. . . . . | 6 |

Or, ce classement décroissant correspond à l'ordre inverse de l'activité des solutions. Ainsi — tout au moins pour l'espèce étudiée et pour les milieux utilisés — le développement est d'autant plus sensible que le milieu est moins riche en sels dissous.

Donc, en plus d'ions principaux, d'autres éléments minéraux peuvent être défavorables au développement de l'espèce *Sphagnum inundatum* Warnst.

Source MNHN, Paris

Nous retrouvons ainsi un autre aspect de la faible minéralisation des eaux se manifestant par *une pauvreté qualitative en sels dissous*. Aussi pouvons-nous très bien ranger les eaux des tourbières à Sphaignes (qui présentent en général ce caractère), dans « la catégorie des eaux dystrophes, ou mieux dans le groupe des eaux oligocalciques ».

Cependant les observations de laboratoire ne peuvent rendre compte, évidemment, des échanges naturels qui se manifestent entre l'eau et la vase (MORTINIER, RODHE) ; or ceux-ci paraissent très importants entre les composés humiques de la vase et les eaux acides, développant considérablement les caractères trophiques du milieu aquatique.

***

Ainsi, même de façon artificielle, il est possible de rendre compte de l'influence des solutions très étendues sur le développement des Sphaignes.

La grande exigence de celles-ci en eau et leur extrême sensibilité aux substances dissoutes commandent pour ces plantes une faible concentration en sels dissous et une certaine pauvreté qualitative. De plus le rôle accessoire « des ions secondaires » demande à être précisé.

## BIBLIOGRAPHIE

COURTEJAIRE (J.). Aperçu sur la flore sphagnologique et sa distribution dans le massif du Sulobre (*Rev. bryol et lich.*, **XXVII**, fasc. 3 4, 1958)

KAILA (A.), KIVEKAS (J.), VIRI (K.), KIVINEN (E.). Studies on the nutrient content of treeless *Sphagnum papillosum* bogs. (*Muataloustieteel Aikakansk Suomi*, **29**, n° 2, 1957).

MORTINIER (C. H.). — The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes (*J. Ecol.*, **29**, n° 2, 1941 ; *id.*, **30**, n° 1, 1942).

RICHARDS (P. W.). Ecology (Manual of Bryology, chapter XIII, 1932).

RODHE (W.). – Minors constituents in lake waters (*Proc. Intern. Assoc. theor. and. appl. Limn.*, **XI**, 1951).

VILLERET (S.). Contribution à la biologie des Algues des tourbières à Sphaignes (Thèse, Paris, 1955).

Source MNHN, Paris

# Zum Wasserhaushalt der Moose

von W. M. Melnichuk (1)

---

Die Bryologen (Warnstorf, Grebe, Savicz-Ljubitzkaja, Abramowa u. a.), sich nur nach der Standortsfeuchtigkeit richtend, rechnen oft in eine Arten der Laubmoosen der ökologischen Gruppen: Xerophyten, Mesophyten, Hygrophyten, Hydrophyten ein.

Die Eigentümlichkeiten des Wasserhaushaltes dieser ökologischen Gruppen der Moose sind noch nicht erlernt worden und unsere Kenntnisse über die Bedeutung einzelner anatomischen und morphologischen Strukturen der Moose für Wasserhaushalt knapp sind. Gewöhnlich verleiht man einzelnen anatomischen und morphologischen Strukturen der Laubmoose, der Analogie der anderen höheren Pflanzen nach, diese oder jene Eigentümlichkeiten und erstreckt man auch auf die Moose, ohne experimentalen Nachprüfung, die für anderen höheren Pflanzen festgestellten Gesetzmässigkeiten.

Wir haben Versuche über die Wasserdampfaufnahme, die Aufnahme des tropfbar flüssigen Wassers und die Feuchtigkeitabgabe bei 10 Arten der Laubmoosen angestellt. Von diesen *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Syntrichia ruralis*, *Encalypta streptocarpa* wurden den Xerophyten, *Anomodon attenuatus* — Xeromesophyten, *Polytrichum formosum*, *P. commune*, *Atrichum undulatum*, *Mnium cuspidatum*, *Leucobryum glaucum* — Mesophyten eingerechnet.

Die obenerwähnten Arten unterscheiden sich voneinander durch den anatomische und morphologische Bau der Blätter.

Die Ränder der Blattspreite von *Polytrichum piliferum* und *P. juniperinum* sind eingebogen, die von *P. commune* und *P. formosum* — flach. Die Zahl der Lamellen bei zwei letzten ist grösser als bei ersten. Die Blattzellen bei *Syntrichia*, *Encalypta*, *Anomodon* sind papillös, bei *Mnium* und *Atrichum* — glätt. Die Blätter *Leucobryum glaucum* sind ohne Rippe mit einschichtigem schmalen Saum und 3 bis 8 schichtiger aus zweierlei Zellen zusammengesetzter Lamina. Eine der inneren Schichten besteht aus kleinen chlorophyllhaltigen Zellen, welche von grosseren, porösen, hyalinen, ohne Plasma eingeschlossen werden.

Die Rasen der erwähnten Arten wurden in Laboratorium gebracht und in Terrarium gepflanzt. Für die Untersuchungen wurden immer frische, lebende, obere Stengelteile aus Terrarium genommen. Die abgeschnittenen Spitzen der Stengel jeder Art wurden auf zehn mehr — weniger gleichen Teile geteilt, so dass jede in nachfolgenden Tafeln angegebene Ziffer ist eine Mittelwert von 10 Wägungen.

(1) Mus. Hist. Nat. Acad. Sc. d'Ukraine, R.S.S., rue Teatralna, Lvov, U.S.S.R.

Source MNHN, Paris

## 1. — Die Wasserdampfaufnahme der Laubmoose

Nach den ersten von A. Kerner von Marilaun (1888) durchgeführten Versuchen über die Wasserdampfaufnahme der Moose beschäftigten sich mit dieser Frage Pfeffer (1897), Düggeli (1903), Müller (1909), Mägdefrau (1931). Mägdefrau hat erwiesen, dass die Laubmoose den Wasserdampf nicht nur aus dampfgesattigter Luft sondern auch aus mehr oder weniger ungesättigter aufzunehmen fähig sind.

Die Methodik. — Die oben tubusierten Glasglocken, deren untere geschliffene Ränder mit Vaselin eingeschmiert wurden, stellten wir auf die Glasplatten. Unter der Glocke befanden sich die Kochschalen

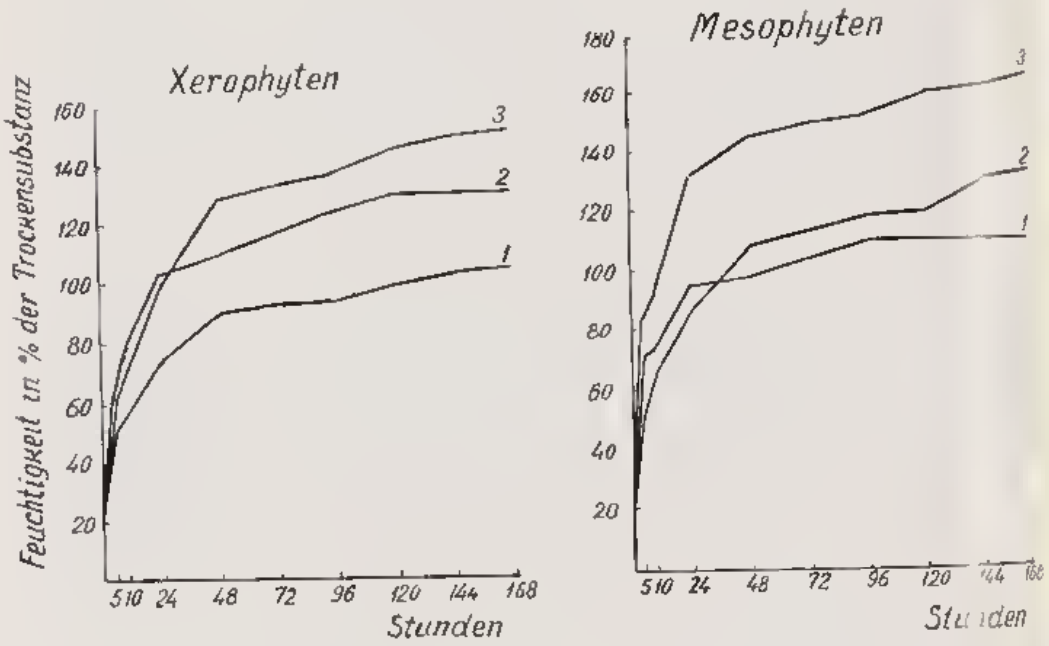



Fig. 1. — Die Wasserdampfaufnahme der Moose. — Xerophyten : 1. *Polytrichum piliferum* ; 2. *Syntrichia ruralis* ; 3. *Polytrichum juniperinum*. — Mesophyten : 1. *Leucobryum glaucum* ; 2. *Polytrichum formosum* ; 3. *Ulrichum undulatum*.

mit destiliertem Wasser. An dünen Drähten die durch den Tubus gingen, waren die Bündelchen der lufttrockenen Mousstengel frei unter der Glocke aufgehängt. Die Wägungen wurden auf Torsion-Wagen durchgeführt ohne die Moose aus der wasserdampfgesättigten Atmosphäre der Glocke herausnehmen. In den Zwischenzeiten zwischen den Wägungen wurden die Tubuse durch Korken verschlossen. Die Trockensubstanz wurde nach Trocknung bei 105°C bestimmt.

Es geht aus Versuchen hervor, dass verschiedene Arten der Laubmoosen in ein und derselben Zeitdauer aus wasserdampfgesättigter Luft verschiedene Mengen des Wasserdampfes zu kondensieren vermögen. Die intensivste Wasserdampfaufnahme findet in den ersten Stunden statt. *Leucobryum glaucum* und *Syntrichia ruralis* haben in ersten zehn Stunden mehr Wasserdampf kondensiert als im Laufe folgender sieben Tage. Der Verlauf

Source MNHN, Paris

*Tabelle* I.

| Arten | Trockensubstanz der Stengel in g | Feuchtigkeitgehalt der Stengel in Prozenten der Trockensubstanz | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Am Anfange der Versuches | nach 5 Stunden | 10 | 1 | 2 | 3 Tagen | 4 | 5 | 6 | 7 |
| | | Xerophyten | | | | | | | | | |
| *Polytrichum piliferum* ..... | 0.074 | 22,2 | 49.8 | 57,8 | 74,1 | 89,1 | 93,5 | 93,7 | 98,0 | 102,1 | 103.1 |
| *Syntrichia ruralis* ... | 0,053 | 26,7 | 61,7 | 79,5 | 102,5 | 111,3 | 118,1 | 123,3 | 127,6 | 127,6 | 127.6 |
| *Polytrichum juniperinum* ..... | 0,107 | 24,3 | 57,2 | 71,1 | 99.2 | 125,8 | 133,4 | 135,7 | 142.8 | 147,8 | 149,7 |
| | | Mexophyten | | | | | | | | | |
| *Leucobryum glaucum* ..... | 0.046 | 32,0 | 72,3 | 76,0 | 97,0 | 97,0 | 103,0 | 110,0 | 110.0 | 110,0 | 110,0 |
| *Polytrichum formosum* ..... | 0,088 | 19,6 | 51,5 | 65,1 | 87,0 | 107,0 | 112,3 | 118,3 | 119,0 | 129,3 | 132,8 |
| *Atrichum undulatum* ..... | 0,044 | 30,1 | 85,1 | 94,1 | 133,1 | 144,3 | 148,1 | 153,5 | 158,7 | 161,5 | 165,0 |







Source: MNHN, Paris

der Wasserdampfaufnahme hat den Charakter eines Quellungsvorganges, dessen anfangs steiler Anstieg der Kurven mit der Annäherung dem Gleichgewichte sich immer mehr verflacht. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen bestätigen Mullers (1909) Behauptung über die geringe (besonders in ersten Stunden des Verbleiben in gesattigter Atmosphare) Fähigkeit der Moose den Wasserdampf zu kondensieren nicht und stimmen mit den von Magdefrau (1931) gefundenen überein (Fig. 1).

Die Fahigkeit der Laubmoose in ersten Stunden des Verbleibens in mit Wasserdampf gesattigter wie auch mehr-weniger ungesattigter Atmusphäre die Feuchtigkeit rasch aufnehmen ermoglicht ihnen die Ausnützung der unregelmässigen und kurzzeitigen Steigerungen der Luftfeuchtigkeit wie z. B. während der Nebel. Diese spielt auch die Rolle für die Verbreitung der Moose. Amann (1920) deutete hin, dass gewisse Arten und Assoziationen der Moose nach Norden offene, mit häufigeren Taubildungen und dadurch feuchtere Waldränder beforzugen.

Die Frage ob und inwiefern diese Anpassung den Moosen zugute kommt kann nur experimentell gelost werden, wenn die Assimilation und Atmung bei verschiedenen Feuchtigkeitgehälten der Zellen gelernt werden. Dabei nicht ausgeschlossen ist die Moglichkeit (auf die Stocker (1926) für die Flechte hingewiesen hat), dass die Feuchtigkeit, die die Moosen durch die Wasserdampfaufnahme erreichen, nur die Steigerung der Atmung bewirkt, bietet aber keine Möglichkeit der Assimilation, und einen Substanzverlust zur Folge hat.

Die erhaltenen Ergebnisse bestatigen nicht die apriore Voraussetzung von Magdefrau, dass unter den Moosen die Xerophyten mehr Wasserdampf zu kondensieren vermögen als die Mesophyten und Hygrophyten. In meinen Versuchen erwiesen die Xerophyten keinen wesentlichen Unterscheid im Vergleich mit Mesophyten. *Polytrichum piliferum* mit scharf ausgeprägten xeromorphischer Bau kondensierte den Wasserdampf am wenigsten und mesomorphisch gebaute *Atrichum* im Gegenteil am meisten.

## II. — Die Aufnahme von tropfbar flussigem Wasser durch Moose

In der bryologischen Literatur wird häufig darauf hingewiesen, dass die Moose das tropfbar-flüssige Wasser sehr rasch aufnahmen, aber experimentale Arbeiten darüber sind zur Zeit nicht vorhanden.

Die Methodik. — Die aus dem Terrarium genommene lebendige und frische obere Teile der Moosstengel trocknelen frei in dem Laboratorium auf den Uhrglasern bis Gewichtskonstanz aus. Die lufttrockene Stengel wurden auf Torsionwage gewogen, für 5 Sekunden ins Wasser versenkt, dann sorgfältig und rasch mit Filterpapier abgetupft, wieder gewogen und wieder für 5 Sekunden ins Wasser versenkt. Die Feuchtigkeit für jedes Wiegen wurde in Prozenten von maximaler Feuchtigkeit ausgedruckt, für die die Feuchtigkeit der Stengel nach 21-stundigem Untertauchen angenommen wurde. Am Ende des Versuches wurden die ausgenützten Stengel bei 105° ausgetrocknet. Wie es zu erwarten war nahmen einzelne Arten das tropfbar flussige Wasser mit verschiedener Intensität auf (Fig. 2). *Mnium* Stengel nahmen binnen 5-sekundiger Eintauchung 10 % und *Anomodon* — 80 % der für sie maximal-möglichen Quantität.

Source MNHN, Paris

*Tabelle 2.*

| Arten | Trockensubstanz der Stengel in g | Die Feuchtigkeit der Stengel in Prozenten von maximaler Feuchtigkeit nach 5 Sekunden | 10 Sekunden | 15 Sekunden | 20 Sekunden | 30 Sekunden | 24 Stunden | Die maximale Feuchtigkeit in Prozenten der Trockensubstanz |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Xerophyten | | | | | | | |
| *Polytrichum piliferum* .... | 0,059 | 17,0 | 42,6 | 58,5 | 70,0 | 81,4 | 100 | 510,0 |
| *Polytrichum juniperinum* .. | 0,075 | 29,7 | 51,7 | 59,4 | 70,4 | 82,1 | 100 | 535,0 |
| *Syntrichia ruralis* ..... | 0,054 | 56,2 | 76,2 | 82,5 | 90,7 | 96,2 | 100 | 783,0 |
| *Encalypta streptocarpa* .... | 0,072 | 67,1 | 85,7 | 96,7 | 97,9 | | 100 | 519,0 |
| | Xeromesophyten | | | | | | | |
| *Anomodon attenuatus* ..... | 0,099 | 80,0 | 89,2 | 93,8 | 95,3 | 97,7 | 100 | 447,5 |
| | Mesophyten | | | | | | | |
| *Mnium cuspidatum* ..... | 0,038 | 10,2 | 19,3 | 28,5 | 38,7 | 44,7 | 100 | 271,0 |
| *Atrichum undulatum* ..... | 0,043 | 16,6 | 36,0 | 71,7 | 84,7 | 95,8 | 100 | 867,0 |
| *Leucobryum glaucum* ..... | 0,019 | 43,9 | 64,3 | 81,0 | 91,5 | 99,1 | 100 | 2.269,0 |
| *Polytrichum formosum* .... | 0,086 | 57,3 | 78,5 | 90,9 | 94,4 | 97,2 | 100 | 446,0 |



Source: MNHN, Paris

Die Wassermengen, die die meisten untersuchten Arten innerhalb 30-sekundiges Untertauchens aufnehmen, unterscheiden sich wenig von der maximal möglichen für diese Arten.

Die geringste Aufnahmefähigkeit des tropfbar-flüssigen Wassers wurde bei *Mnium* bemerk, deren Blätter sich durch ein sehr verlangsamtes Schwellen der Zellenwände bei Anfeuchtung auszeichnen.

Aus den Versuchen ergibt sich die Rolle der anatomischen und morphologischen Strukturen im Wasseraufnahmeprozess.

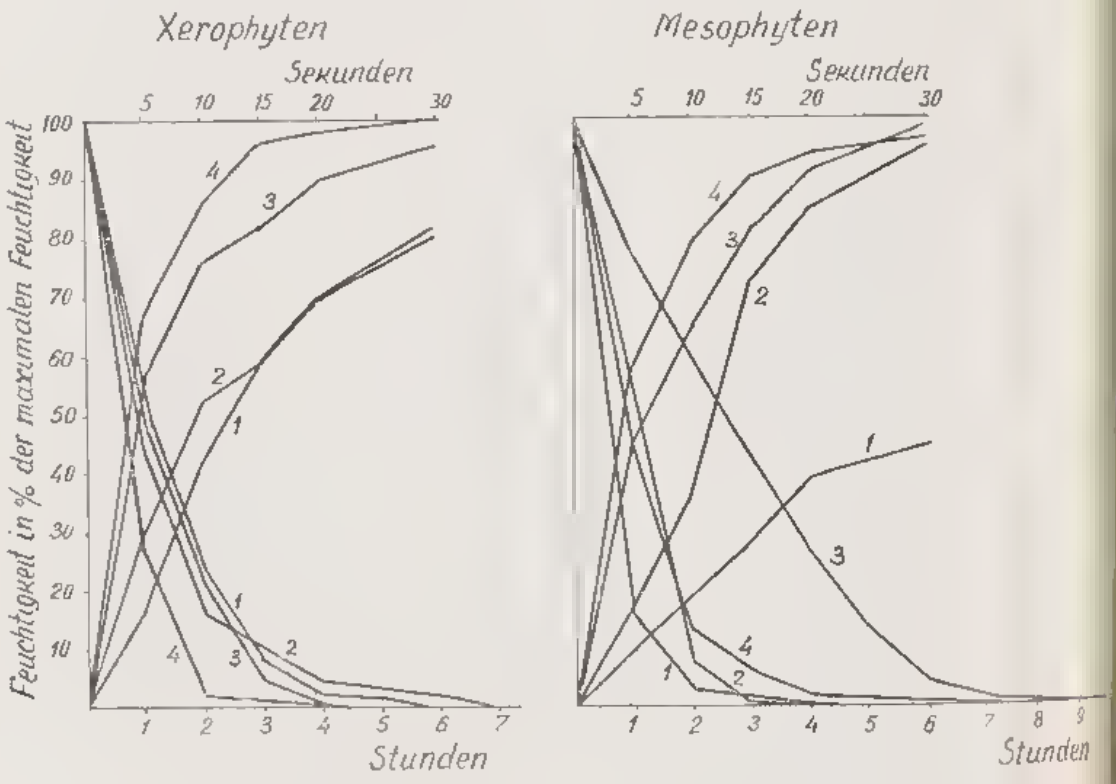

Xerophyten
Mesophyten
Sekunden
5 10 15 20 30
Feuchtigkeit in % der maximalen Feuchtigkeit
100 90 80 70 60 50 40 30 20 10
1 2 3 4 5 6 7 8 9
Stunden

FIG. 2. — Die Aufnahme und Abgabe von flüssigem Wasser bei den Moosen. — Xerophyten : 1. *Polytrichum piliferum* ; 2. *Polytrichum juniperinum* ; 3. *Syntrichia ruralis* ; 4. *Encalypta streptocarpa*. — Mesophyten : 1. *Mnium cuspidatum* ; 2. *Atrichum undulatum* ; 3. *Leucobryum glaucum* ; 4. *Polytrichum formosum*.

*Polytrichum formosum* mit flachrandigen Blattspreiten nahm das tropfbar flüssige Wasser während der ganzen Versuchsdauer intensiver auf als *P. piliferum*, *P. juniperinum* mit eingebogenen Blattränder.

Die Bedeutung der Lamellen für die Aufnahme vom tropfbar flüssigem Wasser wird beim Vergleicht der Aufnahmeintensität von *Polytrichum juniperinum* (30-50 Lamellen) mit der von *P. piliferum* (20-35 Lamellen) offenbar.

Verhältnismässig niedrige Aufnahmeintensität des tropfbar flüssigen Wassers bei *Leucobryum glaucum* am Anfang des Versuches ist mit Widerstand der vor dem Anfeuchtung die leeren Blatzellen füllenden Luft verbunden.

Source MNHN, Paris

Die Arten mit papillosen Zellen (*Syntrichia*, *Aulacomnium*, *Anomodon*) zeichnen sich durch eine hohe Wasseraufnahmeintensität aus. Innerhalb der ersten 5 Sekunden des Versinken nahmen sie mehr als 50 % der maximal möglichen für sie Wassermenge auf.

Das maximale Wasseraufnahmevermögen der untersuchten Arten schwankt von 2,7 (*Mnium*) bis 22,6 (*Leucobryum*) fachem ihrer bei 105° ausgetrockneter Substanz.

Die untersuchten Xerophyten weisen im Vergleich mit Mesophyten keinen wesentlichen Unterscheid aus.

## Die Wasserabgabe bei Laubmoosen

Mit dieser Frage beschaftigten sich experimental Prat und Minassian (1929) und Kortschagina (1956).

Die Methodik unserer Untersuchungen war einfach — das Welken der an der Luft in Laboratorium auf den Uhrglässern gelegten Stengel und Bestimmung des Wasserverlustes durch Wägung nach jede Stunde bis zum Gewichtskonstanz.

### Versuch I.

Abends am 27 Juli wurden die Kisten mit Mousrasen auf die Terrasse hinaus gestellt. In der Nacht hat es stark geregnet. Morgens wurden die Kisten in Laboratorium hineingetragen. Die abgeschnittenen Stengel wurden sofort gewogen.

Aus den Zahlenangaben der Tabelle 3 ergibt sich, dass einzelne Arten nahmen, trotz gleicher Aussenbedingungen der natürlichen Befeuchtung, verschiedene Wassermengen auf. Das höhste Wasserhaltvermögen wurde, ausser *Leucobryum glaucum*, bei mesomorphisch gebautem *Atrichum undulatum* festgestellt. *Syntrichia ruralis* mit papillosen Blattzellen hat rascher als alle andere untersuchte Arten ihren Wasservorrat abgegeben und in 3 Studen ihre Gewichtskonstanz erreicht.

### Versuche II und III.

Am 30 Juli und 22 August 1955 wurden neue Versuche nach etwas veranderter Methodik durchgeführt. Die Abgeschnittenen Stengel wurden fur 24 Stunden in Wasser eingetaucht. Dann nach Herausnahme und sogfältigem Ablupfen wurden die mit Wasser maximal versehenen Stengel auf den Uhrglassern liegen gelassen um zu trocknen.

Die Versuchsergebnisse deuten darauf hin, dass alle untersuchten Arten, ausser *Leucobryum glaucum*, den grössten Teil des aufgenommenen Wassers sehr rasch abgeben (Fig. 2). Im Laufe der ersten Stunde des freien Verwelken verloren sie von 50 (*Polytrichum juniperinum*) bis 85 % (*Mnium cuspidatum*) ihres Wasservorrates.

Die Abgabe des Restes der Feuchtigkeit vollzog sich sehr langsam und einzelne Arten erreichten ihren Luftlrockenen Zusland in 3-8 Stunden. *Leucobryum glaucum* gab sein Wasservorrat mehr-weniger gleichmässig ab und erreichte seine Gewichtkonstanz erst nach 8 Stunden. Diese

Source MNHN, Paris

WASSERABGABE BEI LAUBMOOSEN 28 JULI 1955.

*Tabelle* 3.

| Arten | Feuchtigkeit der Stengel in Prozenten von ursprünglichem Feuchtigkeitsvorrat: Am Anfange des Versuches | nach 1 Stunden | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Feuchtigkeit der Stengel in Prozenten der Trockensubstanz: Am Anfange des Versuches | Am Ende des Versuches (Lufttrockener Zustand) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| **Xerophyten** | | | | | | | | | | |
| *Syntrichia ruralis* ..... | 100 | 38.1 | 5,6 | 0,1 | — | — | — | — | 511,0 | 27,0 |
| *Polytrichum juniperinum*..... | 100 | 41,0 | 21.3 | 10.1 | 4,7 | 1.1 | 0,5 | 0,2 | 352,0 | 86,0 |
| *Polytrichum piliferum* ..... | 100 | 45,6 | 19,5 | 5,6 | 0,4 | 0,3 | 0,3 | — | 346,0 | 72,0 |
| **Mesophyten** | | | | | | | | | | |
| *Atrichum undulatum* ..... | 100 | 22,5 | 4,0 | 0,4 | 0,2 | 0.2 | — | — | 571,0 | 42.0 |
| *Polytrichum formosum* ..... | 100 | 31,8 | 13,1 | 5,8 | 1,7 | 0,6 | 0,3 | — | 252,0 | 54,0 |
| *Leucobryum glaucum* ..... | 100 | 77,0 | 52.7 | 30,5 | 13.9 | 3.9 | 0,8 | 0,3 | 2105,0 | 31.0 |
| Lufttemperatur °C ..... | | 15,7 | 16,4 | 18.1 | 20,7 | 21,7 | 22.1 | 23,0 | | |
| Relative Luftfeuchtigkeit in % . | | 91 | 88 | 78 | 72 | 64 | 58 | 51 | | |

Source MNHN, Paris

*Tabelle* 4.

| Arten | Maximaler Feuchtigkeitvorrat pro 1 g Trockensubstanz der Stengel in g | Die Feuchtigkeit der Stengel in Prozenten von maximaler Feuchtigkeit: Am Anfange des Versuches | nach 1 Stunden | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | Die Feuchtigkeit der Stengel in Prozenten der Trockensubstanz |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | 30 Juli 1955 | | | | | |
| | Xerophyten | | | | | | | | | | | |
| *Polytrichum juniperinum.* | 5,4 | 100 | 43,7 | 16,6 | 9,8 | 4,2 | 2,9 | 1,7 | 0,0 | — | — | 83.0 |
| *Syntrichia ruralis* ..... | 7,8 | 100 | 47,7 | 20,5 | 3,7 | 0,1 | 0,0 | — | — | — | — | 17,0 |
| *Polytrichum piliferum* .. | 5,1 | 100 | 50,1 | 22,9 | 8,3 | 2,3 | 1,5 | 0,0 | — | — | — | 72.0 |
| | Mesophyten | | | | | | | | | | | |
| *Polytrichum formosum* .. | 4,5 | 100 | 33,9 | 12.4 | 5,5 | 2,2 | 1,3 | 1,1 | 0.0 | — | — | 54,0 |
| *Atrichum undulatum* ... | 8,7 | 100 | 43,4 | 7.4 | 0,5 | 0,2 | 0,0 | — | — | — | — | 19.0 |
| *Leucobryum glaucum* ... | 22,7 | 100 | 77,1 | 59,3 | 41,8 | 25,9 | 13.2 | 4,1 | 0,8 | 0.2 | 0,0 | 32.0 |
| Lufttemperatur °C ..... | | 18.8 | 20,3 | 21,9 | 16,4 | 16.2 | 16,3 | 17,1 | 18,4 | 17.4 | 17,4 | |
| Relative Luftfeuchtigkeit in % ..... | | 75 | 75 | 75 | 92 | 98 | 96 | 97 | 89 | 90 | 92 | |
| | | | | | | | 22 August 1955 | | | | | |
| | Xerophyten | | | | | | | | | | | |
| *Encalypta streptocarpa* .. | 5,2 | 100 | 26,4 | 2,1 | 1,4 | 0,7 | 0,0 | — | — | — | — | 33,7 |
| | Xeromesophyten | | | | | | | | | | | |
| *Anomodon attenuatus* ... | 4,4 | 100 | 27,0 | 3,0 | 0,8 | 0,0 | — | — | — | — | — | 18,1 |
| | Mesophyten | | | | | | | | | | | |
| *Mnium cuspidatum* .... | 2,7 | 100 | 15,2 | 2,5 | 1,2 | 0,2 | 0,0 | — | — | — | — | 11.4 |
| *Polytrichum commune* .. | 3,6 | 100 | 37,1 | 10,6 | 5,2 | 1.6 | 0,6 | 0,3 | 0,0 | — | — | 67,0 |
| Lufttemperatur °C ..... | | 21,3 | 22,0 | 24,2 | 24,3 | 25,1 | 25,3 | 25,0 | 24,8 | | | |
| Relative Luftfeuchtigkeit in % ..... | | 63 | 58 | 41 | 41 | 38 | 38 | 39 | 40 | | | |



Source MNHN, Paris

## Wasserabgabe bei lebendigen und toten Stengel von Laubmoosen.

*Tabelle* 5.

| Arten | Lebend oder tot | Maximale Feuchtigkeit der Stengel in Prozenten der Trocken-substanz | Die Feuchtigkeit der Stengel in Prozenten von maximaler Feuchtigkeit: Am Anfange des Versuches | nach 1 Stunden | nach 2 Stunden | nach 3 Stunden | nach 4 Stunden | nach 5 Stunden | nach 6 Stunden | nach 7 Stunden | Die Feuchtigkeit der lufttrockenen, Stengel in Prozenten der Trockensubstanz |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Polytrichum commune* . . . . . | l. | 356,7 | 100 | 37,1 | 10,6 | 5,2 | 1,6 | 0,6 | 0,3 | 0,0 | 67,0 |
| | t. | 149,6 | 100 | 30,8 | 5,7 | 0,9 | 0,4 | 0,0 | — | — | 24,0 |
| *Mnium cuspidatum* . | l. | 271,3 | 100 | 15,2 | 2,5 | 1,2 | 0,2 | 0,0 | — | — | 11,4 |
| | t. | 230,3 | 100 | 9,1 | 2,0 | 0,0 | — | — | — | — | 6,8 |
| *Anomodon attenuatus* . . . . . | l. | 447,3 | 100 | 27,0 | 3,0 | 0,8 | 0,0 | — | — | — | 18,1 |
| | t. | 296,0 | 100 | 8,3 | 0,2 | 0,0 | — | — | — | — | 16,4 |
| *Encalypta streptocarpa* . . . . . | l. | 519,4 | 100 | 26,4 | 2,1 | 1,4 | 0,7 | 0,0 | — | — | 33,7 |
| | t. | 383,4 | 100 | 12,8 | 1,7 | 0,8 | 0,0 | — | — | — | 27,2 |
| *Syntrichia ruralis* . . | l. | 783,0 | 100 | 47,7 | 20,5 | 3,7 | 0,1 | 0,0 | — | — | 17,0 |
| | t. | 501,0 | 100 | 37,5 | 7,5 | 0,7 | 0,0 | — | — | — | 9,0 |

Source MNHN, Paris

Tatsache steht mit eigenartig sukkulentem Bau der *Leucobryum* Blatter in Verbindung. Die Ergebnisse unserer Versuche bestätigen nicht die allgemein bekannte Behauptung über das grössere Wasserhaltsvermögen der Xerophyten im Vergleich mit Mesophyten. Dieses Vermögen für die Objecte unserer Untersuchungen kann man durch: 1) die Zeitdauer in deren Laufe maximal bewässerte Stengel ihre Gewichtkonstanz erreichen, und 2) die Feuchtigkeitgehalt der luftrockenen Stengel charakterisieren.

Den Versuchsangaben gemäss unterscheiden sich die Xerophyten von Mesophyten nach der Zeitdauer in deren Laufe die Stengel ihre Gewichtkonstanz erreichen nicht. Die Angaben über Feuchtigkeitgehalt der lufttrockenen Stengel weisen keinen Vorteil der Xerophyten im Vergleich mit Mesophyten auf. Die *Polytrichum*-Arten zeichneten sich von allen untersuchten Arten durch höhere Feuchtigkeitprozent im lufttrockenem Zustande aus. Xerophyle *Polytrichum piliferum* und *P. juniperinum* wiesen viel höhören Feuchtigkeitprozent auf als mesophyle *P. formosum*. Aber anderseits war das Feuchtigkeitsprozent der lufttrockenen Stengel xerophyler *Syntrichia* niedriger als mesophyler *Atrichum*. Das niedrigste Feuchtigkeitsprozent im lufttrockenen Zustande wurde bei *Mnium cuspidatum* festgestellt.

*Polytrichum juniperinum* und *P. piliferum* mit eingebogenen Blattrandern halten das aufgenommene Wasser zaher fest als flachrandige *P. formosum*.

Die Laubmoosarten mit papillosen Zellen gaben ihr Wasservorrat sehr rasch wieder ab und erreichten den lufttrockenen Zustand gleichzeitig oder sogar früher als die Arten mit glatten Zellen.

Müller (1909), Prat und Minassian (1929) zogen die Rolle des Protoplastes der Moosen in Aufnahme und Abgabe des Wassers in Zweifel und ihrer Meinung nach stellen diese Prozesse bei den Moosen keine physiologische sondern nur rein physikalische Vorgänge dar.

Müller prüfte lebendige und im Trockenschranke getötete *Mnium undulatum* Rasen auf ihre Fähigkeit aus dampfgesättigter Luft Wasserdampf aufzunehmen und hat zwischen ihnen keinen Unterschied festgestellt. Prat und Minassian untersuchten die Wasserabgabe bei lebendigen und im Autoclav getöteten *Polytrichum commune* Stengel. Auf Grund der Ähnlichkeit der Wasserabgabekurven der lebendigen und getöteten Stengel einerseit und der Ähnlichkeit dieser beiden der Kurve des Filterpapiers anderseits beschlossen sie über den Mangel irgendeiner physiologischen Regulation bei Wasserabgabe.

Für meine Versuche nahm ich lebendige und im Autoclav bei 1,5 atm. binnen 15 Minuten getötete Moostengel.

Aus Versuchen geht hervor dass die lebendigen Stengel nahmen mehr Wasser auf, hielten ihren Wasservorrat zaher fest, haben im lufttrockenen Zustand höhere Feuchtigkeit (in Prozenten der Trockensubstanz) als die toten Stengel.

Das alles spricht für eine zweifellose, wenn auch bescheidene Rolle der Protoplasten der Moosen in ihrem Wasserhaushalt.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. A. S. Lazarenko bin ich für die Wertvollen Anregungen und das dauernde Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte zu grössten Dank verpflichtet.

Source MNHN, Paris

## Literaturverzeichnis


1. Abramova (A. I.). — Tetraphidaceae Schimp. et Schistostegaceae C. Müll. in Flora plantarum eryptogamarum URSS, vol. III, 1954.
2. Amann (J.). — Bryogéographie de la Suisse, matériaux pour la Flore cryptogamique suisse, 6, fasc. 2, 1928.
3. Düggeli (H.). — Pflanzengeographische und wirtschaftliche Monographie des Siblates bei Eisiedeln (*Vierteljahrschr. naturw. Gesellsch.*, Zürich, **48**, 1903).
4. Grebe (C.). — Studien zur Biologie und Geographie der Laubmoose (Sonderabdruck aus *Hedwigia*, **LIX**, 1917).
5. Kerner von Marilaun (A.). — Pflanzenleben, Leipzig, 1888.
6. Korczagina (I. A.). — Wasserhaltvermögen einiger Moosse (*Wiestnik Leningrad. Universit.*, Nr. 6, 1956).
7. Magdefrau (K.). — Untersuchungen über die Wasserdampfaufnahme der Pflanzen (*Zeitschr. f. Botanik*, **24**, 1935-31).
8. Müller (K.). — Untersuchungen über die Wasseraufnahme durch Moose und verschiedene andere Pflanzen und Pflanzenteile (*Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik*, **46**, 1909).
9. Pfeffer (W.). — Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897.
10. Prat (S.) und Minassian (B.). — Uber die Stoffaufnahme und Wasserabgabe bei Moosen (*Protoplasma*, V, H. 4, 1929).
11. Savicz-Ljubitzkaja (L. I.). — Polytrichaceae Broth. in Flora plantarum eryptogamarum URSS., vol. III, 1954.
12. Stocker (O.). — Physiologische und okologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. Ein Beitrag zur experimentellen Ökologie und Geographie der Flechten (*Flora*, Neue Folge, **21**, 1926).
13. Warnstorf (C.). — Leber und Torfmoose, in Kryptogamen Flora der Mark Brandenburg, Bd. I, Leipzig, 1903.


Source MNHN, Paris

# Une nouvelle localité française de *Trichostomum pallidisetum* K. Müll.

par l'abbé J. Squivet de Carondelet

C'est dans des creux de tuf calcaire sec que j'ai trouvé cette Mousse, au Bouquet, sur le bord de la route d'Aix-en-Provence à Saint-Antonin, le 20 avril 1933. Je l'ai revue, très bien fructifiée, le 14 juin 1939. Alt. 422 m. Exp. 350°.

La synonymie en est assez abondante : *Tr. triumphans* de Not. ; *Tr. Philiberti* Schimp. ; *Tr. monspeliense* Schimp. Ont été d'avis de réunir dans un même type ses diverses formes : Limpricht (Die Laubmoose Deutschl. usw. 1 p. 573 ; Brotherus (in Engler) cite simplement Limpricht. Voir aussi Thériot (*Bull. Acad. int. de géogr. bot.*, 1902, p. 320) et Philibert (*Rev. bryol.*, 1880, p. 27).

En étudiant les variations que présente une seule touffe de ce *Trichostomum*, on est porté à réunir dans une même espèce les formes énumérées plus haut. Les caractères instables observés se rapportent tantôt à l'une, tantôt à l'autre de ces formes. Toutefois le *Trichostomum* des environs d'Aix se rapprocherait plutôt du *Tr. triumphans* de Not.

Voici quelques observations relatives à cette Mousse, plutôt rare.

Feuilles : les supérieures, bien plus grandes, forment touffe, les unes aiguës, les autres presque obtuses, toujours mucronées par l'excurrence d'une nervure forte et brune. Elles sont plus ou moins infléchies aux bords au-dessus du milieu. Les cellules supérieures ont des papilles peu saillantes.

Folioles involucrales ♀ : larges, à demi engainantes, sinuolées, denticulées, parfois légèrement corrodées au-dessus du milieu, plus ou moins infléchies vers le sommet, légèrement papilleuses en ce point, certaines sont très aiguës, la nervure n'en forme pas nettement la pointe.

Bourgeons ♂, axillaires, généralement 2, avec chacun de 2 à 5 anthéridies, les folioles de 5 à 7, aiguës, sinuolées, nerviées, la nervure n'atteignant pas le sommet.

Pédicelles : normalement jaunes-verdâtres et ne devenant rougeâtres que très tardivement. Dans la même touffe, leur longueur varie de 3 à 15 mm.

Péristome : bien développé, 32 branches rapprochées 2 à 2, parfois cohérentes, irrégulières, se contournant à l'état sec, très papilleuses. Anneau formé de 2 séries de cellules en épaisseur (rotation dans l'eau).

Autres localités françaises.

Hérault : sur terre calcaire, près de Montpellier, fertile (Philibert).

Bouches-du-Rhône : faîte terreux d'un mur à Aix-en-Provence, fertile (Philibert) ; sur terre marneuse près de Marseille (Boulay) ; Cassis et Saint-Menet (Goulard).

France méridionale, Italie, Suisse, Allemagne, Tunisie.

Source MNHN, Paris

# Bryologische Erfahrungen der XII. Internationalen Pflanzengeographischen Excursion (I.P.E.) durch die Tschechoslovakei (1958)

von A. Boros (Budapest)

Die XII. IPE dauerte 35 Tage vom 1. Juli bis 4. August und wir besuchten die interessantesten Stellen des Landes. Unter den 54 ausländischen und 62 inländischen Teilnehmern interessierten sich für Bryophyten besonders: Prof. A. Boros (Budapest), Doz. J. Smarda (Brünn = Brno), Doz. J. Szweykowski (Poznan), T. Wojterski (Poznan), für Lichenes: Prof. Z. Cernohorsky (Prag), für Lichenes und thallose Hepaticae dr. A. Vězda (Brünn). Die Excursion wurde unter der Führung Prof. J. Dostal (Prag) sehr gut organisiert. Die Leiter der Excursion wollten den Teilnehmern möglichst viel zeigen, deshalb war die Reise sehr reich, es blieb aber sehr wenig Zeit für Sammeln und Beobachten. Trotzdem haben die Bryologen sehr viel Interessantes gesammelt. Dozent J. Smarda, einer der besten Kenner der Bryoflora der Slovakei und J. Szweykowski, guter Kenner der Lebermoosflora der Tatra zeigten den anderen Bryologen u. a. mehrere ihrer neuesten Entdeckungen an ihren Standorten, wie *Eremonotus myriocarpus*, *Scapania gymnostomophila* (beide Arten unlängst veröffentlicht) u. s. w.

Die Excursion begann in der Tiefebene und in den südslovakischen Bergen, in einer Gegend, die bryologisch ziemlich arm ist. An den südlichen Abhängen bei Nitra = Nyitra, zwischen Viglas = Vegles und Detva, ferner bei der Tropfsteinhöhle Domica wurde mehrmals *Grimmidia fragrans* beobachtet. Bei Viglas, an Andesitabhängen, mit *Bryum ulpinum* wurde *Suehnia caesia* gefunden.

Mit der südlichen *Riccia ciliifera* wurde Bei Vinicky = Szöllöske und bei V. Kamenec = Nagykovesd ebenfals auf Andesit begegnet.

Für die Kalkfelsen der Karpathen so charakteristische *Grimmia tergestina* wurde zuerst bei Szadalmas = Jablonov gesehen.

In der berühmten Schlucht Zadielska rokle Bei Szadelö — Zsdiel wurde *Anomodon rostratus* gefunden.

Viel mehr boten die eigentlichen Karpathen. Nicht weit von Presov = Eperjes, im Walde Sigord gegen Kukosovce = Kakasfalu (*Cathaimanthus haussknechtii*) zeigte uns Prof. A. Zlatnik und seiner Mitarbeiter in der Buchenzone in etwa 700 m Höhe, wo es nur wenig autotachne *Abies alba* gibt, eine Vertiefung, Kujavy genannt. In diesem Mikroklimawinkel wachsen mit *Vaccinium*-Arten und *Lycopodium selago* auch *Sphagnum centrale* und *Polytrichum strictum* ohne Moorhaiden; auf den Felsen gibt es ebenda reichlich *Andreaea petrophila*.

Sehr interessant war der Besuch des Kalktuffhügels Siva-Brada nächst Spisské Podhradie — Szepesvaralja, wo auf den trockenen Kalktuff-Felsen (506 M) *Entodon orthocarpus* (*Cylindrothecium cavifolium*), *Myurella julacea*, *Riccia michelii* leben, bei den Mineralquellen *Bryum mamillo*

Source MNHN, Paris

letzteren von J. Smarda vor Jahren hier entdeckt). Im Tale Velka Biela voda bei Hrabusice = Kaposztafalu wurden von J. Smarda und A. Vězda *Sauteria alpina*, *Grimmaldia* (*Neesiella*) *rupestris* und *Marchia flotowiana* neu entdeckt. Bei der Dobsinaer Eishöhle (Ladova jaskyna) zeigte uns J. Smarda im Moore *Lophozia murrhica*, *Drepanocladus lycopodioides* (vor einigen Jahren von ihm publiziert) an ihren Standorten, letzterer kommt dort ziemlich spärlich und verborgen, aber charakteristisch vor. Es war hier noch interessant: *Hypnum praelongum*, welche bei Pusté Pole = Pusztamező auch gefunden wurde.

Sehr viel Interessantes gaben die Fichtenwälder und Kalkfelsen der Muransky Kras = Muranyi fennsik bei Velka Luka (gegenüber dem Schloss Murany), wo neben *Timmia bavarica* J. Smarda *Pellolepis grandis* neu entdeckte. Auf morschem Holze in den Fichtenwäldern gab es *Cephalozia leucantha*, *Calypogeia suecica*, *Scapania apiculata*, *Buxbaumia indusiata*. Reich war die Schlucht von Kiszel = Kysel Kanyon bei Kostiviska (= Lapis refugii). Auf den nassen, morschen Fichtenstämmen kommen hier in ziemlich tiefer Lage, bloss cca 700 m ü. d. M., *Mylia bufaei*, auf den Kalkfelsen noch *Calolejeunea calcarea*, *Barbula paludosa*, *Plagiobryum demissum*, *Hygrohypnum palustre f. humulosa*, *Orthothecium rufescens*, an nassen Stellen *Trichocolea tomentella* vor. Interessant ist hier das Vorkommen von *Sphagnum quinquefarium* auf nassen, nur auf etwas Humus beleckten Kalkfelsen.

Die grossten Erlebnisse bereitete uns aber die Tatra. Am nördlichen Abhang des Velka Svistovka = Grosser Ratzenberg = Nagymorgas, am Granit entdeckte J. Szweykowski *Chandonanthus setiformis* (var. *alpina*), auf Mylonitböden zeigten uns J. Smarda und J. Szweykowski an Ort und Stelle die unlangst hier entdeckte *Eremonotus myriocarpus*. Weitere interessanten Funde waren hier: *Buxbaumia romanica*, *Marsupella emarginata*, *Lophozia wenzelii*, *L. opacifolia*, *Scapania helvetica*, *S. degenii* (von Szweykowski und Smarda gezeigt), *Distichium inclinatum*, *Anthelia juratzkana* (= *Lophozia turgida* (von Boros bemerkt), *Hylocomium pyrenaicum* etc. Am Triangelsee zeigte Szweykowski *Cladopodiella francisci*. Die Kalkalpen der Tatra gaben prachtvolle Funde. *Barbilophozia quadriloba*, *Scapania gymnostomophila* und *S. helvetica* wurden von Smarda und Szweykowski auf mehreren neuen Standorten gefunden. Am Sattel zwischen den Törichter Gern = Hlupy und Hintere Fleischbänke = Zadne Jatky = Hatso Mészarszek wurde *Tetraplodon bryoides* gesammelt. Auf der höchsten Erhebung der Hinteren Fleischbänke = Zadné Jatky, 2.0–1 m, an besonnten Stellen, mit *Dactylina* (*Dufourea*) *madreporiformis* konnte man *Pollia hulifolia*, *Desmatodon latifolius*, *Grimmia brysteini*, *Plagiobryum demissum*, *Barbula rufa* beobachten. Auf den nördlichen Abhängen des Berges, unter der Führung von J. Smarda, beobachteten wir *Solotina spongiosa*, *Pellolepis grandis*, *Fimbriaria lindenbergiana*, *Buxbaumia romanica*, *Marchantia alpestris*, *Solenostoma pusillum*, *Barbilophozia quadriloba*, *Anthelia juratzkana*, *Scapania cuspidaligera*, *S. gymnostomophila*, *Encalypta alpina*, *Syntrichia ruralis* var. *norvegica*, *Mnium thomsonii* var. *minor*, *Timmia austriaca*, *Philonotis tomentella*, *Tayloria froelichiana*, *Myurella julacea*, *Orthothecium chryseum*, *Hypnum bambergeri*.

Eine Excursion wurde auch in die Niedere Tatra, im Tale von Demänova = Deménfalva gemacht. Auf den Kalkfelsen des Tales entdeckte

Source MNHN, Paris

J. SMARDA *Grimaldia* (*Neesiella*) *rupestris*, *Morckia flotowiana*. Andere interessanten Funde waren: *Solenostoma triste*, *Cololejeunea calcarea*, *Distichium inclinatum*, *Barbula paludosa*, *B. reflexa*, *Plagiobryum demissum*, *Myurella julacea*, *Amblystegium sprucei*, *Chrysohypnum halleri*, *Oligotherium rufescens* etc.

Am Fusse des Fatra-Gebirges, auf Dolomit- und Kalkfelsen ist *Hypnum vaucheri* sehr verbreitet, z. B. bei Rozsahegy = Ruzomberok mit *Scapania calcicola* und *Eulodon orthocarpus*. Oberhalb Harmanec, am Berge Krasny kopec in den Fichtenwäldern (*Taxus*-Standort), auf morschem Holz sammelten wir *Lophozia ascendens* = *gracillima*, *Cephalozia catenulata* = *reclusa*, *Scapania umbrosa*, *Calypogeia suecica*, *C. meylani* (meist von J. SZWEYKOWSKI gefunden), *Buxbaumia indusiata*. Auf den Moorwiesen unterhalb Blatnica entdeckte und zeigte uns J. SMARDA *Drepanocladus lycopodioides* an einem neuen Standorte. Daneben fanden wir *Leucolea badensis*.

Im Engtale von Sulov = Szulyo im Fatragebirge wurde *Seligeria tristicha*, *Barbula paludosa*, *Orthothecium rufescens* gesammelt.

In der benachbarten Manin-Schlucht war *Seligeria pusilla* und besonders *Trichostomum mutabile*, letztere wegen seines ziemlich nördliches Standortes, interessant.

Die in Mähren und Böhmen besuchten Stellen waren bryologisch nicht so wunderbar reich, wie die in den Karpaten (Slovakei). Es wurden die prachtigen *Sphagneten* bei Pribraz und Lutova im Südböhmischen Teichgebiete aufgesucht. Bei Lutova, an einem Teichrande prangte *Tremalodon ambiguus* mit etwas *Plenridium alternifolium*.

Im Innern der weltberühmten Punkva-Hohle bei Macocha im Mährischen Karst, wo nur die elektrische Beleuchtigung ein Licht gibt, in der Nähe der starken Lampen, wurde *Fissidens taxifolius*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Mniobrynn albicans*, *Leptobryum pyriforme*, *Amblystegium varium* beobachtet, darunter das *Leptobryum pyriforme* reichlich mit gutentwickelten Sporogonen.

An ausgelaugten Kieferwaldboden nachst Knecharovice bei Unanov (Mähren) wurde *Dihichum pallidum* reichlich gefunden.

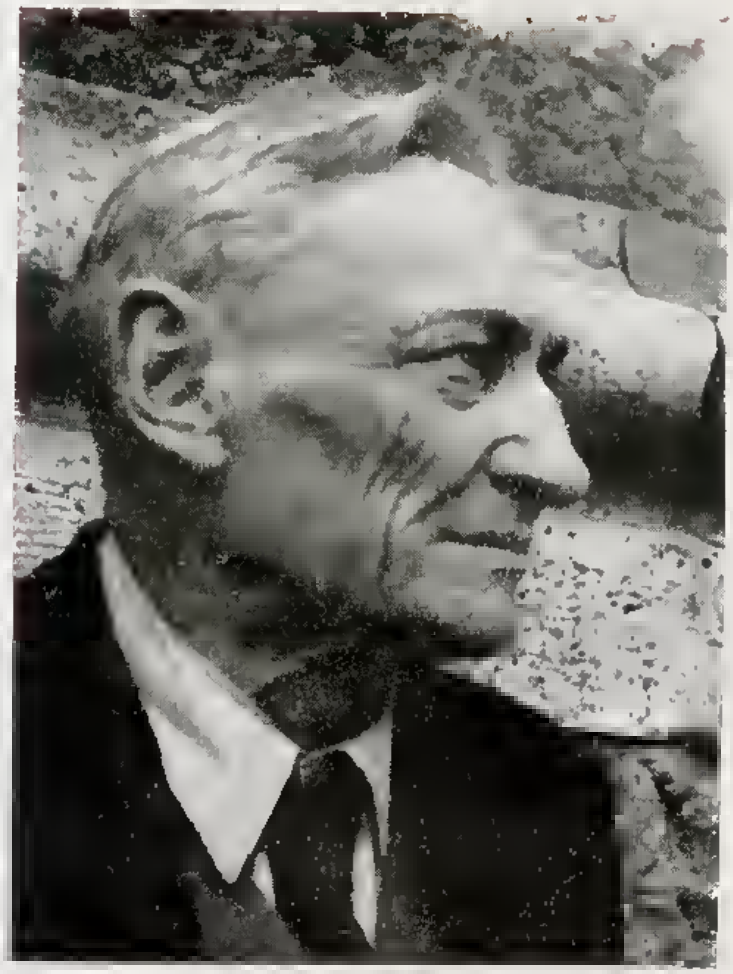
In Böhmen waren aber auch bryologisch prachtvoll die Exkursionen in Riesengebirge = Krkonose. Auf der Schneekoppe = Snezka (1.603 m) wächst *Chaudonanthus setiformis*, welcher auf der polnischen Seite des Berges nach SZWEYKOWSKI viel verbreiteter ist. Die berühmten Quellen- und *Sphagnum*- Moore mit *Rubus chamaemorus* gegen Wiesenbaude = Luczni bouda wurden flüchtig besucht. Das Ergebnis war trotzdem reich, denn es wurden *Lophozia wenzelii*, *Barbilophozia floerkei*, *Gymnocolea inflata*, *Cladopodiella fluitans*, *Divranella squarrosa*, *Fontinalis squamosa*, oberhalb der Elbe- (Labe-) Wasserfalle, Pancva-Wiese bei Elbebaude = Labska bouda auch *Marsupella emarginata*, *Scapania paludicola*, *S. uliginosa* var. *obliqua* gesammelt.

Ein charakteristisches *Dicrano-Pinetum* bei Plana erfreute die Bryologen mit *Lophozia hatteri*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum spurium* unter anderen charakteristischen Fohrenwaldelementen.

Die bryologischen Ergebnisse der so reichen Rundfahrt beabsichtigen J. SMARDA, J. SZWEYKOWSKI und der Berichterstatter gemeinsam zu publizieren.

---

Source MNHN, Paris



Dr Ödön Szatala (1889 1958)

Source MNHN, Paris

# NÉCROLOGIE

## Dr Ödön Szatala (1889-1958)

par J. Banhegyi (1)

Le 27 juin 1958 est décédé le Dr Ödon Szatala, excellent lichénologue hongrois. Il était occupé à la rédaction de l'œuvre principale de sa vie, la Flore lichénologique du Bassin carpathique, livre de 1.200 pages, quand une maladie fatale l'a emporté en quelques semaines. Il ne lui aura pas été accordé de pouvoir terminer ses œuvres les plus importantes. Durant 45 ans il explora avec un zèle infatigable la flore lichénologique de la Hongrie, ainsi que de tout le Bassin carpathique, et de plus, celle de la Péninsule balkanique et de l'Asie Mineure. Il fit paraître sur ces sujets de nombreuses études, où il a consigné ses principaux résultats. Mais la rédaction et l'achèvement de ses œuvres les plus importantes, c'est-à-dire les flores du Bassin carpathique, des Balkans et de l'Asie Mineure reviendra à son fils Ödon Szatala jun.

Ödon Szatala naquit à Gorbeszeg (Ulics-Kriva), comitat de Zemplén, où son père était prêtre catholique uniate, le 5 février 1889. Il reçut les enseignements primaires et secondaires à Ungvár et Munkács et acheva ses études supérieures à la Faculté des Sciences de l'Université de Budapest, où il passa le doctorat en 1916. Sa thèse de doctorat avait pour sujet la flore lichénologique du comitat de Ung. Durant une année, en 1913, il fut assistant à l'Institut botanique de l'Université. Dès 1911 il travaillait à la Station d'Essais de Semences, dont le directeur d'alors était Arpád de Degen, botaniste renommé, éditeur du périodique « Magyar Botanikai Lapok » (Journal botanique hongrois) et auteur de la Flora Velebitica. Le Dr Szatala reçut de sa part un appui efficace dans ses recherches lichénologiques. A cette époque il subvenait à ses besoins et à ceux de sa famille par son travail comme contrôleur de semences. En 1915 il fut promu directeur de l'Institut d'État d'Essais de Semences. Sous sa direction l'Institut a connu une période de grande prospérité. Ce n'est que vers la fin de sa vie, qu'il put se consacrer entièrement à ses études préférées, aux recherches lichénologiques : en 1952 il fut en effet transféré à la Section Botanique du Musée National Hongrois comme travailleur scientifique et il y resta jusqu'à sa mort.

(1) Prof. J. Banhegyi : Institutum Microbiologicum Universitatis, Muzeum körut 1/A Budapest, VIII.

Source MNHN, Paris

L'affection pour la nature et l'intérêt pour la lichénologie se sont développés en lui dès son adolescence. Les paysages merveilleux de son pays natal, surtout des Carpathes boréo-orientales, puis l'enseignement de ses professeurs Sándor MAGOCSY-DIETZ et János DE TUZSON ont bien contribué à ce développement. Toute sa vie fut une lutte. Ce n'est qu'aux prix de concessions pénibles et résignées qu'il put se livrer aux études lichénologiques. Il se procura une bibliothèque et un herbier privés par ses propres moyens, pourtant excessivement modestes, et exécuta la plupart de ses recherches à ses frais. Malgré ces dures conditions d'existence, il a toutefois réussi à trouver le moyen de faire de longs voyages d'études aux Balkans. C'est ainsi qu'en 1918 il visita la Bosnie et l'Herzégovine, en 1928 et 1951 la Bulgarie, en 1932 la Grèce et finalement, deux ans avant sa mort, en 1956, l'Albanie, où il fit de copieuses récoltes. En dehors de ses propres collections, il étudiait les lichens recueillis par divers investigateurs hongrois et étrangers pendant leurs voyages (voir bibliographie). Il était en correspondance avec la plupart des lichénologues contemporains importants. Dans ses études, au nombre de 52, il traite surtout des lichens de la Hongrie, du Bassin carpathique, de la Péninsule balkanique et de l'Asie Mineure, mais quelques-unes d'entre elles se réfèrent également à des lichens tropicaux, dont il était spécialiste. Il était de plus le seul botaniste hongrois de ces dernières années étudiant les plantes tropicales. En dehors de ces études publiées et de ses œuvres principales inachevées, il reste dans sa succession des manuscrits dont la publication occupera encore bien des années. Au cours de ses recherches il a décrit une centaine d'espèces de Lichens nouvelles pour la science. Sa collection lichénologique, comprenant 35.000 spécimens, est conservée au Musée National Hongrois.

Sa vie fut très laborieuse et remplie de luttes. Il ne rechercha jamais la reconnaissance de ses contemporains. En fait il n'en a reçu que très peu de témoignages, sauf de la part de ses confrères et de tous les botanistes hongrois qui lui vouaient une grande affection. En reconnaissance de ses services rendus au contrôle de semences, il a été promu directeur général des expérimentations agricoles en 1915, et, pour ses recherches lichénologiques, l'Académie des Sciences Hongroise et le Comité de Qualification scientifique lui ont conféré le titre de Candidat. Comme un des promoteurs de la fondation d'une Société Botanique Hongroise indépendante, puis membre fondateur, et ensuite en 1915 comme président de cette Société, il a fortement contribué à sa prospérité par son zèle dévoué. Nous lui devons en grande partie l'atmosphère d'enthousiasme pour la science qui y régnait et la considération de ses membres pour le travail scientifique d'autrui. Grâce à lui la Société Botanique fut, en Hongrie, par son assemblée générale du 31 juillet 1945, la première Société scientifique à se remettre à l'œuvre après la deuxième guerre mondiale, dans ce pays tout dévasté et dépouillé.

Ö. SZATALA était un homme de manières très discrètes, d'esprit noble, toujours disposé à prêter son assistance à tous ceux qui en avaient besoin. Il vécut entièrement pour la science. Il n'estimait pas les hommes d'après leurs places et leurs grades, mais uniquement d'après leur valeur. Malgré sa nature paisible, il lutta pour son idéal, sans défaillance, avec une persévérance absolue.

Source MNHN, Paris

## Bibliographie


1. ...*dliyera erumpens* (Tayl.) Vainio in der Flechtenflora von Ungarn (*Magy. Bot. Lap.*, **14**. p. 281-282, 1915).
2. ...datok Ung vármegye zuzmóflórájának ismeretéhez. (Contributions à la connaissance de la flore lichénologique du comitat Ung) (*Bot. Közl.*, **15**, p. 17-57, 1916).
3. ...eue Beiträge zur Flechtenflora des Ung-er Komitates (*Magy. Bot. Lap.*, **21**. p. 33-63, 1922).
4. ...eue Flechten. I. (*Magy. Bot. Lap.*, **24**, p. 29-31, 1925).
5. Lichens lecti a dr. Pappafa in Dalmatia et in Montenegro (*Magy. Bot. Lap.*, **24**. p. 86-87, 1925).
6. ...ur neue Flechte der Natronboden des Ungarischen Tieflandes (*Magy. Bot. Lap.*, **24**, p. 108, 1925).
7. ...chenes in Ahlitamenta ad floram Albaniae (*Magy. Tud. Akad. Balkánkut. tud. eredményei*, **3**. p. 159-179, 1926).
8. Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora Ungarns. I. (*Magy. Bot. Lap.*, **24**, p. 43-75, 1925).
9. ...visio critica Coniocarpinearum Hungariae (*Annal. Mus. Nat. Hung.*, **24**. p. 99-135, 1926).
10. ...chenes Turriae asiaticae a Patre Prof. Stefano Selinka in insula Burgas Adassi (Antigoni) lecti (*Magy. Bot. Lap.*, **26**. p. 18-22, 1927).
11. ...Beitrag zur Flechtenflora der Insel Arbe (*Magy. Bot. Lap.*, **26**, p. 27-45, 1927).
12. ...itrage zur Kenntnis der Flechtenflora Ungarns. II. (*Magy. Bot. Lap.*, **25**. p. 201-218, 1926).
13. ...chenes Hungariae. I. (*Folia Crypt.*, **1** (5), p. 337-434, 1927).
14. ...chenes in Asia minore ab directore dre Stefano Gyorffy de Szigeth Budapest) et ibe Josefo Amirasovszky collecti (*Folia Crypt.*, **1** (5), p. 271-278, 1927).
15. ...Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora Ungarns. III. (*Magy. Bot. Lap.*, **27**, p. 25-50, 1928).
16. ...Beitrage zur Kenntnis der Flechtenflora Ungarns. IV. (*Magy. Bot. Lap.*, **28**. p. 68-81, 1929).
17. Beiträge zur Flechtenflora von Bulgarien. I. (*Magy. Bot. Lap.*, **28**, p. 82-99, 1929).
18. ...merati Lirhenum a cl. barone G. de Andreánszky in Africa boreali lectorum (*Magy. Bot. Lap.*, **28**, p. 162-166, 1929).
19. Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora von Herzegovina (*Bot. Közl.*, **27**, p. 1-26, 1930).
20. Beiträge zur Flechtenflora von Bulgarien. II. (*Magy. Bot. Lap.*, **29**, p. 58-104, 1930).
21. ...chenes Hungariae. II. (*Folia Crypt.*, **1** (7), p. 833-928, 1930).
22. ...chenum raeuminum Tatraensium. I. (*Folia Crypt.*, **1** (7), p. 929-932, 1930).
23. ...merratio Lichenum a cl. F. Foriss in Galicia lectorum (*Folia Crypt.*, **1** (7), p. 985-988, 1930).
24. ...chens du Maroc recueillis par M. le baron G. Andreánszky en 1930 (*Magy. Bot. Lap.*, **30**, p. 115-126, 1931).
25. Neue Flechten. II. (*Magy. Bot. Lap.*, **30**, p. 135-136, 1931).
26. ...chenes a divn H. Lojka relictae (*Magy. Bot. Lap.*, **31**, p. 67-126, 1932).
27. ...chens apud G. Andreánszky : Plantae in Africa Boreali lectae. I. (*Index Horti Bot. Univ. Budapest.*, **2**, p. 71-80, 1934).
28. ...malinae nonnullae (*Feddc Repert*, **42**. p. 225-228, 1937).
29. Lichenum caruminum Tatraënsium. II. (*Folia Crypt.*, **2** (3), p. 217-218, 1937).
30. Lichenes in A. Degen : Flora velebitica, **3**. p. 299-379, 1937).
31. ...Lalaniae novae e Hungaria (*Borbásia*, **1** (1), p. 5-6, 1938).
32. ...chenes in K. H. Rechinger fil. : Ergebnisse einer botanischen Reise nach dem Iran 1937 (*Annal. Naturhist. Mus. Wien.*, **50**. p. 521-533, 1939).




Source MNHN, Paris

33. Lichenes a cl. dr. J. Jahlonszky in Nova Zelandia lecti (*Borbásia*, **1** (3-5), p. 55-62, 1939).
34. Lichenologica Fragmenta (*Folia Crypt.*, **2** (5), p. 493-494, 1939).
35. A *Fumana procumbens* zuzmótársasága (Groupement de Lichens du *Fumana procumbens*.) (*Folia Crypt.*, **2** (5), p. 495-496, 1939).
36. Contributions à la connaissance de la flore lichénologique de la péninsule des Balkans et de l'Asie mineure (*Borbásia*, **2** (3-10), p. 33-50, 1940).
37. Contributions à la connaissance des Lichens de la Grèce. I. La presqu'île Athos (Hagion Oros) (*Borbásia*, **3** (8-10), p. 113-136, 1941).
38. Lichenes in Armenia, Kurdistania, Palaestina et Syria annis 1909-1910 a cl. Fr. Naheleb collecti (*Borbásia*, **3** (4-7), p. 61-80, 1941).
39. Neue Flechten. III. (*Borbásia*, **3** (4-7), p. 97-99, 1941).
40. Lichenes in Schedae ad « Cryptogamas exsiccatas » (*Annal. Naturhist. Mus. Wien*, **52**, p. 292-296, 1941).
41. Lichenes in peninsula Taurica et in Caucaso ab F. Kamienszky, D. Sosnowsky et E. Koenig collecti (*Borbásia*, **4** (1-6), p. 70-96, 1942).
42. Lichenes Hungariae. III. (*Folia Crypt.*, **2** (5), p. 267-460, 1932-1943).
43. Lichenes in K. H. Rechinger fil.: Flora Aegaea, Flora der Inseln u. Halbinseln des Aegeischen Meeres (*Denkschr. Akad. Wiss. Math. Nat. wiss. Kl. Wien*, **105** (1), p. 16-58, 1943).
44. Lichenes in K. H. Rechinger fil.: Neue Beiträge zur Flora Kreta (*Denkschr. Akad. Wiss. Math. Nat. wiss. Kl. Wien*, **105** (2), p. 27-47, 1943).
45. Lichenes in Soó-Javorka: Magyar Növényvilág Kézikonyve (Traité de la Flore Hongroise, p. 83-100, 1951).
46. Lichenes in Hortobágyi: Növényhatározó (Identification des Plantes), p. 164-198, 1952).
47. Lichenes in Schedae ad « Cryptogamas exsiccatas ». Cent. 36, 1952.
48. Lichenes in Szekessy: Bátorliget élovilága (Biologie de Bátorliget), p. 25-26, 1953).
49. Neue Flechten. IV. (*Annal. Hist. Nat. Mus. Nationat. Hung.*, **5**, p. 131-138, 1954).
50. Neue Flechten. V. (*Annal. Hist. Nat. Mus. National. Hung.*, **7**, p. 271-282, 1956).
51. Prodrome de la Flore lichénologique de la Nouvelle-Guinée (*Annal Hist. Nat. Mus. National. Hung.*, **7**, p. 15-50, 1956).
52. Prodromus einer Flechtenflora des Irans (*Annal. Hist. Nat. Mus. National. Hung.*, **8**, p. 101-154, 1957).
53. Flechtenflora des Carpathen-Beckens (In Manuscript), p. 1-1.200, t. 38, fig. 450).

Source MNHN, Paris

# INFORMATIONS

Le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris publiera deux fois par an une Revue « Pollen et Spores » qui comprendra : des articles originaux, des planches photographiques de spores et de grains de pollen, de la bibliographie.

Le numéro 1 a paru au mois de mai, il comprend plusieurs articles originaux, la liste des Palynologistes et une liste de 765 références bibliographiques récentes.

Le prix de l'abonnement est de 2.300 fr. (provisoirement) pour 2 numéros (250 pages environ et planches).

Les abonnements, la correspondance, les ouvrages, les tirés à part doivent être adressés : Laboratoire de Palynologie (Directeur Mme Van Campo) au Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, Paris (Ve).

Comité scientifique : Knut Faegri (Norvège) ; Frantz Florschutz, Velp (Pays-Bas) ; Roger Heim, Paris (France) ; William S. Hoffmeister, Tulsa (U.S.A.) ; Ludmilla A. Kouprianova, Léningrad (U.R.S.S.) ; Anna Monizio, Berne (Suisse) ; Robert Potonié, Krefeld (Allemagne) ; Paul B. Sears, New Haven (U.S.A.) ; Roger P. Wodehouse, Pearl River (U.S.A.) ; E. M. Zinderen-Bakker, Bloemfontein (Afrique du Sud).

***

« The Bryologist » publie (61, n° 1, p. 389, 1958) la liste des Membres (Bryologues et Lichénologues) de la Société bryologique américaine. En 1958 cette Société compte 271 Membres, ce qui est un beau succès pour une Société spécialisée.

***

Le Lichénologue Roland Beschel effectue un voyage au Groenland en vue des recherches lichénométriques pour dater les mouvements des glaciers en se basant sur la croissance des Lichens.

***

« Taxon » signale que l'Herbier de Alfred Tennyson Beals est maintenant au New York Botanical Garden. Beals est mort à 85 ans. De 1925 à 1931 il était secrétaire de la « Sullivant Moss Society » qui devint ensuite « *Bryological Society of America* ».

Source MNHN, Paris

***

Les Bryologues apprendront avec plaisir la nouvelle de la prochaine publication de « Nova Hedwigia », continuation du journal universellement connu « Hedwigia » fondé en 1852 et publié jusqu'en 1941.

« Nova Hedwigia » paraîtra en 4 ou 6 numéros par an de 160 pages environ. Les articles seront publiés en allemand, en français et en anglais. Prix de l'abonnement : DM 20 (U.S. 5) à DM 25 (U.S. 52). Directeurs : F. Mattick et J. Gerloff ; Journal of Cryptogamic Science, Berlin-Dahlem, Königin-Luise Str. 6-8.

Éditeur : H. R. Engelmann (J. Cramer), Box 166, Weinheim-Bergstr. Allemagne.

***

Vient de paraître : A guide to the Study of Lichens par Ursula K. Duncan, M. A., illustré par des photographies. Prix 25 Sch. Edit. : T. Bungle & Ltd., Market Place, Arbroath, Angus, Ecosse.

***

La « British Bryological Society » a effectué sa réunion annuelle suivie d'excursions dans le Comté de Somerset à Wells du 3 au 8 avril.

La réunion d'automne aura lieu à Cokermouth dans le Cumberland du 12 au 19 septembre 1959. Pour toutes les informations s'adresser a Mr. E. C. Wallace, 2, Strathearn Road, Sutton, Surrey, Angleterre.

***

La « British Lichen Society » s'est réunie à Chagford, dans le Devon du 7 au 12 avril 1959. L'excursion d'automne aura lieu à Flatford Mill, Field Centre dans le Suffolk, en octobre. Les membres de la Société qui s'intéressent à cette excursion peuvent s'adresser à Mr. A. E. Wade, Secr. Hon. National Museum of Wales, Cardiff.

***

Des tirés à part de « Annotated List of British Hepatics » par Dr. E. W. Jones, peuvent être obtenus au prix de 2/9 sch. ainsi que « Annotated List of British Mosses » par le Dr. P. W. Richards et E. C. Wallace en s'adressant au Secrétaire Mr. E. C. Wallace, 2, Strathearn Road, Sutton, Surrey, Angleterre.

---

Annonce de décès.

Richard A. Studhalter, chef du « Department of Botany at Texas Technological College » est décédé le 28 mars 1958 à l'âge de 70 ans. Il a été bien connu pour ses travaux sur les *Riella* et *Ephedra* ainsi que pour ses travaux sur les anneaux de croissance des arbres.

Am 6. Januar 1959 ist im Alter von 76 Jahren der ungarische Bryologe J. Szepesfalvi in Matyasföld bei Budapest gestorben, Verfasser der Moosflora der Umgebung von Budapest und des Pilisgebirges.

---

Source MNHN, Paris

# BIBLIOGRAPHIE BRYOLOGIQUE

## *SYSTÉMATIQUE*

**Allorge (V.) et Jovet-Ast (S.).** — *Cololejeunea azorica* V. A. et S. J.-A., Le[illegible] menacée nouvelle de l'île de San Miguel (*Mitt. Thüring. Bot. Gesellsch.*, I, 2-4, p. 17-22, 27 fig., 1955).

Diagnose latine, description, distribution de *C. a.* Caractères qui le différencient de *C. [illegible]ulosima* et de *C. madeirensis*. Affinités avec *C. diaphana* et *C. subdiaphana* d'Amérique subtropicale et tropicale.

**Anderson (L. E.).** — The Mosses of North Carolina. VIII. Grimmiaceae to Orthotrichaceae (*The Bryologist*, **61**, p. 285-313, 1958).

Comme l'indique le titre il s'agit ici de la suite des études déjà parues. Dans le présent article l'A. donne une revision critique des *Grimmia*, *Rhacomitrium*, *Campylopsideleum*, *Platyhomitrium*, *Ephemerum*, *Nanomitrium*, *Aphanoregma*, *Physcomitriella*, *Physcomitrium*, *Entosthodon*, *Funaria*, *Tetraplodon*, *Orthotrichum*, *Ulota*, *Amphidium*, *Zygodon*, *Drummondia* et enfin *Schlotheimia* de la Caroline du Nord. Les commentaires de l'A. basé sur l'examen d'un grand nombre d'échantillons récoltés soit par lui, soit par d'autres bryologues présentent un grand intérêt tant du point de vue de la systématique que du point de vue bryogéographique et montrent la profonde connaissance de l'A. des espèces passées en revue. — V. A.

**Anderson (E.) and Bryan (V. S.).** — Systematics of the autoicous species of *Ditrichum* subg. *Ditrichum* (*Brittonia*, **10**, 3, p. 121-137, 11 fig.).

Toutes les espèces nord-américaines appartiennent au sous-genre *Ditrichum*. Étude de *D. rufescens*, *D. henryi*, *D. montanum*, *D. schimperi*, *D. pallidum*, *D. curritucki*. Clé des espèces, description, commentaires morphologiques, distribution, étude des bivalents à la méiose dans les sporocytes (fig. pour la première métaphase), section des feuilles caulinaires. *D. rufescens* et *D. montanum* ont des affinités avec les espèces d'Amérique tropicale, *D. Schimperi*, tétraploïde, est proche de *D. henryi*, diploïde, *D. pallidum*, tétraploïde est proche de *D. curritucki*, diploïde. Carte de la distribution des espèces monoïques. Discussion basée à la fois sur les caractères morphologiques et cytologiques et sur la distribution géographique. — S. J.-A.

**Ando (H.).** — The *Hypnum* species restricted to Japan and adjacent areas (*Journ. of Sc. of the Hiroshima Univ.*, Ser. B, Div. 2 (Bot.), **8**, p. 1-18, 1957).

Diagnoses latines, discussion des caractères distinctifs, localités, distribution au Japon, [illegible] et très belles planches de figures originales des espèces nouvelles suivantes : *Hypnum percrassum*, *H. densirameum*. L'A. consacre une description très détaillée accompagnée de figures et de graphiques, cartes, d'*H. fujiyamae* (Broth.) Paris avec synonymies, discussion des caractères et remarques sur la variation de la longueur du seta suivant les localités (plus court en haute altitude ou les localités nordiques). Cette variation s'observe dans les proportions entre le seta et les dimensions de la capsule. L'A. cite aussi *H. fauriei* Card. (Planche de figures), espèce orophile, élément « japanurian ». Travail extrêmement soigneux qui sera très utile pour l'étude de ce genre difficile. — V. A.

**Ando (H.).** — *Tutigaea*, a new genus of Hypnaceae from Japan (*Journ. of Japan. Bot.*, **33**, n° 6, p. 175-181, 1958).

L'A. a créé ce genre nouveau en réétudiant le *Stereodon plicatus* en se basant sur le matériel récolté par K. Sakurai à Hakon, Japon.

Cette espèce est identique au *Stereodon brachytheciella* Broth. et Paris. Mais d'après l'étude très soigneuse de l'A. il s'agit d'une plante très différente pour laquelle il propose un genre nouveau : **Tutigaea** en honneur de M. Yasuhira Tutiga, naturaliste japonais.

Source MNHN, Paris

*Stereodon brachytheciella* devient donc *Tutigae brachytheciella* (Broth. et Paris) Ando comb. nov. Diagnose latine pour le genre et description très détaillée avec une planche de figures et photographie de la plante.

Il serait bon de rechercher dans les herbiers mondiaux les échantillons nommés *Stereodon plicatus* avec ses synonymes et de les revoir à la lumière du travail de Ando. — V. A.

**Arnell (S.) et Herzog.** — A new species of *Plagiochila* from West Patagonia (*Sv. Bot. Tidskr.*, 52, 4, p. 549-550, 1958).

Diagnose latine, description (accompagnée de dessins) d'un *Plagiochila* nov. sp. *ofquiensis*, récolte de A. Grosse à l'isthme de Ofqui, en 1939-40. Type in Inst. für Allgem. Botan. Jena. — V. A.

**Arnell (S.).** — New species of *Asterella* and *Riccia* from Sto. Domingo and Cuba (*The Bryologist*, **61**, 2, p. 140-143, 4 fig., 1958).

Description de trois espèces nouvelles : *Asterella dominicensis*, trouvé à St-Domingue, *Riccia cubensis*, proche de *R. californica*, à thalle cilié, à spores portant des lamelles irrégulières ; *R. ekmanii*, également de Cuba et vivant sur les récifs coraliens dont exposé à l'eau salée. — S. J.-A.

**Barnes (Clara).** — The genus *Paraleucobryum* (*The Bryologist*, **61**, n° 4, p. 335-339, 1959).

L'A. trouvant, avec raison, que le genre *P.* est insuffisamment décrit et que les espèces ne sont pas clairement séparées apporte des descriptions très détaillées des feuilles (caractères importants car les espèces sont souvent stériles) et des sporogones. Les excellents dessins permettent de saisir les caractères différentiels. Quant au *P. sauteri* il rentrerait dans *P. longifolium*, espèces très variables. — V. A.

**Bonner (C. E. B.).** — Les « Icones » de Franz Stephani (*Acles Soc. Helv. Sc. Nat.*, 138e session ann., 1958, Glaris, p. 135-137).

Biographie succincte de Franz Stephani. Dates marquant les phases principales de son activité scientifique. Conditions dans lesquelles Stephani a remis ses publications, son herbier, ses Icones, à l'Herbier Boissier. Travail de Mlle Stephani. Les Icones (11,821 pl.) retrouvées en Allemagne sont maintenant à Genève. Il existe neuf séries de doubles. — S. J.-A.

**Clark (L.).** — *Frullania longicollis* (*The Bryologist*, **61**, 2, p. 143-146, 19 fig., 1958).

Description de *F. longicollis* L. et G., espèce d'Amérique tropicale difficile à distinguer de *F. cucullata*. — S. J.-A.

**Clark (L.).** — *Frullania breuleliana* (*The Bryologist*, **61**, p. 146-149, 16 fig., 1958.

Description de *F. breuleliana* G. vivant en Amérique tropicale, proche de *F. beyrichiana*. — S. J.-A.

**Clark (L.).** — *Frullania dubia* (*The Bryologist*, **61**, 2, p. 149-151, 13 fig., 1958).

Description de *F. Dubia* L. et H. qui se distingue de *F. brasiliensis* par son périanthe à trois angles. — S. J.-A.

**Crum (Howard) and Steere (William C.).** — A Contribution to the Bryology of Haïti (*The Americ. Midland Naturalist*, **60**, p. 1-58, 1958. Notre-Dame, Ind.).

Cette importante étude se rapporte aux récoltes de MM. Holdridge, Bartlett et Mrs Mackaness. Il est surprenant que la flore bryologique de Haïti était peu connue. Grâce au travail des AA. nos connaissances se sont grandement élargies. On connaît actuellement 261 espèces (contre 268 pour Puerto Rico, 316 pour Jamaica). A la suite de l'historique des études sur les Mousses de Haïti et des considérations bryogéographiques sur les affinités de la flore haïtienne les AA. présentent le catalogue des espèces haïtiennes connues jusqu'ici appartenant à 39 familles. Parmi ces récoltes voici les 9 espèces nouvelles que les AA. ont eu la chance de décrire et de figurer (diagnoses latines et descriptions très détaillées accompagnées de figures, avec les indications de toutes les localités) : *Pleuridium* (Sclerastomum) *holdridgei*, *Hymenostomum caslaneum*, *Trichostomum angustifolium*, *Barbula fidelis*, *Barbula leptodontoides*, *Papillaria haitensis*, *Eriopus haitensis*, *Sciaromium* (Lambidium) *bartlettii*, *Hypnum holdridgei* et deux combinaisons nouvelles : *Porotrichum squarrosum* (Arzeni) (*Pireila squarrosa* Arzeni), *Millerio-*

Source MNHN, Paris

*thamnium ekmani* (Thér.) (*Microthamnium ekmanii* Thér.). Remarques systématiques intéressantes. Il est vraisemblable que d'autres Mousses seront encore découvertes par les bryologues qui visiteront Haïti. La bibliographie compœnd 86 ouvrages consultés. — V. A.

**Crum (H.) et Bartram (B.).** — A survey of the Moss Flora of Jamaica (*Bull. of the Institute of Jamaica*, Sc. ser., n° 8, p. 1-90, 4 planches dans le texte, 1958).

Au début de cet important travail les AA. présentent l'historique des recherches concernant les Mousses de la Jamaïque. Aucun travail d'ensemble sur la flore des Mousses de cette île n'existait jusqu'à présent. C'est donc à cette œuvre, dont l'utilité saute aux yeux, que H. CRUM et B. BARTRAMM se sont adonnés et nous apportent un véritable catalogue. De plus, pour certains genres des clés sont dressées permettant l'identification des espèces existant dans l'île. La flore des Mousses de la Jamaïque d'après la révision des AA. comprend 316 espèces dont 6 espèces nouvelles pour la science : *Weisiopsis spathifolius*, *Barbula farriae*, *Pilotrichum papillosum*, *Hookeriopsis* (Eubookeriopsis) *webstery*, *Rhynchosteriopsis planifolia*, *Acroporium jamaicense* et 4 comb. nov. : *Leucoloma geniculata* (Mitt.), *Pilotrichidium leonii* (Thér.), *Cyclodictyon obliciuspis* (C. M.), *Oxyrhynchium rigescens* (C. M.). Les espèces nouvelles (diagnoses latines) sont figurées et accompagnées de remarques systématiques et de localités. Certains genres sont richement représentés : *Fissidens* (22 esp.), *Dicranella* (9), *Campylops* (15), *Syrrhopodon* (10), *Barbula* (6), *Macromitrium* (12), *Sematophyllum* (6). Un certain nombre d'espèces (14) sont douteuses ou exclues. La bibliographie qui comprend 90 ouvrages cités montre avec quel soin les AA. ont recherché et compulsé les travaux se rapportant aux Mousses de la Jamaïque. Un index des genres et des espèces terminent ce catalogue indispensable à consulter pour tous ceux qui étudient la flore, la répartition et dans la mesure du possible des conditions écologiques des Mousses. Les AA. font remarquer que pour plusieurs genres des monographies sont nécessaires. — V. A.

**Fruehlich (J.).** — Die von Dr A. Gilli in den Jahren 1949 bis 1951 in Zentral-, Ost- und Nordost-Afghanistan gesammelten Bryophyten (*Mitt. Thüringischen Bot. Gesellsch.*, Th. Herzog-Festschrift, **1**, 2-3, p. 59-70, 1958).

Le Dr A. GILLI a rapporté d'Afghanistan (centre, E et NE) 163 spécimens appartenant à 81 espèces et 7 variétés (41 genres). Espèces nouvelles pour la région : 40. Espèces nouvelles : *Tortula cabulica*, *T. cucullifolia*, *T. subtranscaspica*, *Bryum funckioides*, *B. purpureo-lucidum*, *Didymodon recurvirostris* var. *obtusifolius*. — S. J.-A.

**Fulford (M.) et Hatcher (R. V.).** — *Triandrophyllum*, a new genus of leafy Hepaticae (*The Bryologist*, **61**, 4, p. 276-285, 25 fig., 1958).

Description d'un genre nouveau qui se distingue d'*Isotachis* par la présence d'un périanthe bien développé. Proche aussi de *Lepicolea*, *Mastigophora*, *Herpochilium*. Deux espèces nov. *T. subtrifidum* (Hook. et Tayl.) et *T. durum* (St.). Caractères de la famille des Herbertaceae K. M. emend. Fulf. et Hat. — S. J.-A.

**Higinbotham (B. W.) and Higinbotham (V.).** — *Brachythecium hylotapetum* (*The Bryologist*, **61**, 4, p. 339-350, 1958).

Description extrêmemt soigneuse (2 planches de figures), diagnose latine de cette espèce nouvelle récoltée dans les états de Washington, Idaho, Montana, Oregon, British Columbia (carte de distribution). La localité type : Granit Creek au N. de Nordman, Bonner Co, Idaho, forêt *Thuja-Tsuga-Pachistima* (association). Échantillon type déposé dans l'herbier « State College of Washington », isotypes dans les herbiers du Dr S. H. HOWARD et dans celui de l'A. Clé comparative avec *B. nelsoni* et caractères distinctifs avec *B. curtum* (Lindb.) Lindb. avec lequel il croît souvent et des formes de *B. rutabulum* var. *flavescens*, *Cirriphyllum cirrosum* var. *coloradense*. C'est donc une étude très utile. — V. A.

**Holmen (Kjeld) and Lange (Bodil).** — *Sphagnum wulfianum* and *Sphagnum centrale*, their morphology and occurence in Greenland (*Botanisk Tidsskrift*, **54**, 4 H., p. 379-386, 1958).

Le *Sph. wulfianum* Girg. a été trouvé par HOLMEN en 1956 non loin de Godhavn (69°15' N) sur la côte sud de l'île Disko ; il est largement répandu dans la région moyenne de la côte W de Groenland sur sous-sol gneissique dans une association acidophylle : Ledum decumbens-Betula nana- type » (BOCHER, 1954, p. 267). Les AA. donnent sa répartition (espèce continentale-boréale) et les caractères morphologiques et microscopiques. Le *Sph. centrale* est signalé pour la première fois de Groenland ; les AA. le séparent de *Sph. magellanicum* en se basant sur les caractères microscopiques des feuilles raméales (dessins de la section de la feuille, section de la tige, caractères des pores). Ces remarques sont

Source MNHN, Paris

importantes et il est bon d'attirer l'attention des bryologues pour le distinguer du *Sph. palustre* auquel il ressemble beaucoup. La bibliographie comprend 11 ouvrages s'appliquant spécialement à la question. — V. A.

**Iwatsuki (Z.) and Sharp (Aaron J.).** — *Molendoa sendtneriana* in the United States (*The Bryologist*, **61**, p. 355-359, 1958).

Les AA. ont découvert *M. s.* dans l'État de Tennessee en 1956 (National Park, Blount County). Cette espèce présentant une ressemblance avec *Trichostomum cylindricum*, leurs caractères différentiels sont rappelés et représentés sur une planche de figures dans le texte. Une révision très utile de très nombreux échantillons nommés *Trichostomum*, *Gymnostomum* et *Hymenostylium* ont montré la présence de *M. s.* dans 15 localités du Tennessee, de la Caroline du N. et de la Floride. — V. A.

**Jones (E. W.).** — A provisional key to the genera of tropical african Hepatics (*Journ. West African Sc. assoc.*, **4**, 1, p. 50-73, 3 fig., 1958).

Les Hépaticologues connaissent bien l'utilité des clés de genres mais aussi la difficulté de les établir. Ils trouveront donc un vif intérêt à consulter et à utiliser ce travail de E. Jones qui concerne les genres d'Hépatiques d'Afrique tropicale. Le savoir de son auteur, le désir de perfection qui apparaît dans toutes ses publications garantissent l'exactitude et la valeur pratique de cette clé. Après les notes indispensables sur la morphologie des Hépatiques, E. Jones réserve plus d'une page à la description des Lejeunéacées, famille fort importante dans la flore des régions tropicales. Il établit 8 groupes de genres d'après la forme du thalle, l'insection des feuilles, la présence de stolons microphylles, la forme des lobes foliaires, etc. Pour chaque groupe, une clé conduit aux noms de genres, certains noms apparaissant deux fois ; quelques noms en caractères italiques ou entre crochets montrent que les genres localisés en Afrique du N et en Afrique du S ou en Abyssinie restent encore inconnus dans l'ouest africain. Pour les *Frullania*, une clé des 6 sous-genres est donnée. Quelques remarques : *Anastrophyllum* et *Sphenolobus* constituent 2 genres distincts ; de même *Cololejeunea* et *Leptocolea* ; *Brachiolejeunea nigra* et *B. rhodesica* appartiennent, d'après l'A. au genre *Mastigolejeunea* ; la distinction entre certains genres de Lejeunéacées présente de grandes difficultés (*Reclolejeunea*, *Taxilejrunea*, *Microlejeunea*, *Enlejeunea*) ; souvent les conclusions de R. M. Schuster sont adoptées ; dans le genre *Colura*, la partie de la feuille formant un sac est considérée comme appartenant au lobe. Quelques figures permettent de comprendre la valeur exacte des termes employés. Une liste énumère les travaux récents donnant des descriptions d'espèces africaines. — S. J.-A.

**Le Roy Andrews (A.).** — Notes on North American *Sphagnum*. X. (Review (*The Bryologist*, **61**, n° 4, p. 269-313, 1958).

Révision, discussion au sujet, des espèces suivantes : 1° *Sphagnum centrale* C. Jens. ; 2° *Sph. leionotum* C. M. antidaté par *Sph. crystatum* Hampe ; 3° *Sph. antarcticum* Mitt. doit être remplacé par *S. australe* Mitt. ex Wilson ; 4° *Sph. lenense* H. Lindberg qui est une petite forme de *Sph. Lindbergii* ; 5° *Sph. recurvum*, espèce nettement distincte ; 6° *Sph. macrophyllum* Bernh. ; 7° *Sph. Warnstorfii* Russ. qui serait remplacé par *Sph. Warnstorfianum* Durietz ; 8° *Sph. capillaceum* (Weiss) Schrank (groupe *Acutifolia*) nommé par des bryologues scandinaves récents *S. nemorum* Scop. devrait être nommé *S. capillaceum* ; 9° *Sph. capillaceum* var. *tenellum* appelé par les bryologues européens *Sp. tenellum* Wils. devrait être maintenu ; 10° *Sph. plumulosum* var. *flavicomans* est à maintenir ; 11° *Sph. subfulvum* Sjörs serait difficilement séparable de *plumulosum*. Cette question reste à l'étude ; 12° *Sph. tenerum* Sull. et Loesk., espèce non satisfaisante, dénommée par l'A. comme *Sph. mirabile* Hampe et que certains auteurs regardent comme variété de *S. capillaceum* ; 13° *Sph. tabulare* Sull. que les bryologues européens nomment *molle* Sull., mais le premier ayant des droits de priorité devrait être utilisé de préférence si on applique la priorité pour tout. — V. A.

**Noguchi (Y.).** — A list of Mosses from Mt. Ontake, Central Japan (*Journ. Hattori Botan. Labor.*, n° 20, p. 272-288, 1958).

Les récoltes étudiées ici par l'A. proviennent des pentes du volcan Ontake entre 1,000 et 3,050 m., 256 espèces et 9 var. sont citées avec les indications des localités et des conditions écologiques. Deux espèces nouvelles sont décrites : *Philonotis hattorii* (diagnose latine. 1 planche de fig., plante fructifiée) et *Macromitrium nipponicum* voisin de *M. comatum* mais se distinguant par les cellules foliaires unipapilleuses (fig.). — V. A.

**Papp (C.).** — Considerations sur quelques formes de Mousses de la flore de la Moldavie (Roumanie) (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, **I**, 2-3, p. 25-30, 3 fig., 1955).

Considérations bryogéographiques. Description en français et diagnose latine d'une variété et de six formes nouvelles : *Mnium affine* var. *rugicum* Laur. *f. dentatum* : *Mnium*

Source MNHN, Paris

*rostr[illegible]* f. *integrifolium* ; *M. undulatum* f. *nigrescens* ; *Plagiothecium silvaticum* var. *neckeroideum* ; *Plagiochila asplenioides* var. *lypica* K. M. f. *Feschii* ; *Barbula unguiculata* f. *cucullifolia*. — S. J.-A.

**Pilous (Zd.).** — Fragmenta bryologica 31-40 (*Preslia*, **30**, 2, p. 177-178, 1958).

Dans cette note l'A. discute de la valeur taxonomique de *Grimmia andreaeoides* Limpr. Par ses caractères anatomiques cette Mousse se rapproche surtout de *Molendoa lenuinervis* Limpr. D'après toute une série de formes étudiées par l'A. le *G. andreaeoides* viendrait à la fin de la série. L'A. conclut que les spécimens de la chaîne des Tatras seraient dans une sous-espèce *Molendoa Sendtneriana* var. *lenuinervis* (Mkm.) c. n. f. *andreaeoides* (Limpr.) c. n. Il est probable que *G. andreaeoides* d'autres régions se rapporte à une autre espèce. Nouveaux taxons pour la Tchécoslovaquie : *Brachythecium Thedenii* Br. eur, *Barbula austriaca* (Schffn. et Baumg.). A exclure de la bryoflore tchécoslovaque : *Campylium hispidulum* Mitt. il s'agit de *C. Sommerfeltii*. Le *Leucodon balcanicus* est en réalité *L. sciuroides f. gracilescens*. Le *Leptodon Smithii* nouveau pour la Tchécoslovaquie, croît avec *Fabronia pusilla* et *Rhynchostegiella algiriana*. — V. A.

**Pruskaner (J.).** — On law, order and family (*Taxon*, VIII, 8, p. 213-218, 1958).

Nouvelles propositions pour l'établissement des noms de familles et d'ordre. Exemples pris chez les noms : Anthocerotaceae et Rebouliaceae; énumération des divers synonymes avec dates et références bibliographiques. — S. J.-A.

**Tisdell (H. A.).** — Discovery of *Solmsiella Kurzii* en Louisiana (*The Bryologist*, **61**, 4, p. 366-367, 1958).

En Louisiane, *S. k.* vivait sur l'écorce d'un *Magnolia*. Second spécimen connu avec inflorescence mâle. — S. J.-A.

**Brüners (H.).** — Beitrage zur Flora, insbesondere Moosflora von Schmalkalden (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 199-207, 1 carte, 2 fig., 1955).

Étude de la flore de Schmalkalde. Nombreux relevés comprenant Phanérogames, Muscinées et Lichens effectués dans des stations diverses (forêts, prairies, blocs dolomitiques, petits bois, écorces, etc.). Liste des 41 espèces d'Hépatiques et Mousses récoltées avec localités et notes écologiques. Diagnose latine et commentaires morphologiques pour une variété nouvelle *Leiocolea Muelleri* var. *harpanthoides*, vivant dans une forêt de Hêtres près de Schmalkalde. — S. J.-A.

**Rugby (S.).** — A contribution to the bryophytic flora of the near east and the middle east (*Bol. Notiser*, **112**, 1, p. 80-84, 1 fig., 1959).

Énumération des espèces récoltées au Proche-Orient et au Moyen-Orient en 1956 : 3 Hépatiques, 39 Mousses. Description et figure de *Barbula bistrata* sp. n., vivant près de Mossoul (Mésopotamie) sur des murs calcaires ; appartient à la sect. *luridae* Mönk. ; ressemble à *Trichostomum Haronis* Lor. — S. J.-A.

† **Sainsbury (G. O. K.).** — The Taxonomy of the Moss *Archephemeropsis tremelloides* Renn. (*Roy. Soc. Bot. New Zealand Trans.*, **79**, p. 203-205, 1951).

**Savicz-Ljubitzkaja (L. I.).** — *Trichostomum cuspidatissimum* Card. et Thér. aus dem Ostssajangebirge in Sibirien (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 199-207, 1 carte, 2 fig.).

Découverte, dans l'E de la Sibérie, de *T. c.* connu jusqu'alors de l'île Holl, de la terre de Baffin, Cornwallis Insel, Alaska, Prince Patrick Island. Comparaison des caractères morphologiques et de la distribution géographique de cette espèce avec *T. mutabile* et *T. crispulatum*. Description de la station ; liste des espèces qui l'accompagnent. — S. J.-A.

**Schuster (R. M.) and Steere (W. C.).** — *Hygrolejeunea alaskana* esp. n., a cryptal endemic of Northern Alaska (*Bull. Torrey Bot. Club*, **85** (3), p. 188-196, 1958).

**Scott (E. B.) et Miller (H. A.).** — Notes on Hawaiian Hepaticae. II. Ricciaceae (*The Bryologist*, **61**, 4, p. 367-370, 1 fig., 1958).

Un *Riccia* récolté aux Hawaï appartient au *R. Reehingeri* St. décrit de Samoa. Caractères de cette espèce ; habitat. Une partie seulement du thalle paraît spongieuse donc l'attribution au sous-genre *Euriccia* ou au sous-genre *Ricciella* est difficile. — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

**Steere (W. C.).** — *Mnium andrewsianum*, a new and arctic moss (*The Bryologist*, **61**, n° 3, p. 173-182, 1958).

L'étude comparative d'un très grand nombre d'échantillons provenant des régions arctiques et subarctiques de l'Amérique du Nord a permis à l'A. de dégager définitivement les caractères de cette espèce nouvelle de *Mnium* appartenant au complexe de *M. punctatum*.

L'A. la décrit avec une grande minutie, en plus de la diagnose latine et accompagne sa description d'une planche de figures mettant en relief les caractères du tissu foliaire. Les affinités de cette intéressante espèce avec *M. punctatum* et *pseudopunctatum* sont discutées, ce qui est très précieux pour sa détermination. Une carte montre sa répartition en Amérique du Nord et le W. de Groenland. L'A. suppose que son aire géographique doit être plus large puisqu'il existe un échantillon de *M. andrewsianum* dans l'Herbier de Brotherus provenant de Sibérie et figurant sous le nom d'*Astrophyllum punctatum*. Il serait donc très utile de revoir les échantillons de *M. punctatum* et *pseudopunctatum* dans divers herbiers mondiaux. — V. A.

**Svihla (R. E.).** — Frullaniaceae of Burma. III. *Frullania kalawensis* n. sp. (*The Bryologist*, **61**, 4, p. 373-376, 17 fig., 1958).

Description de *F. k.*, nouvelle espèce de Birmanie, proche de *F. mayabarae* du Japon mais qui possède un périanthe à 4 carènes et des amphigastres divisés jusqu'au 1/3 de leur longueur. Croît sur les écorces. — S. J.-A.

**Svihla (R. E.).** — Frullaniaceae of Burma. IV. *Frullania maymyoensis*, n. sp. (*The Bryologist*, **61**, 4, p. 376-379, 19 fig., 1958).

Description de *F. m.*, nouvelle espèce de Birmanie, proche de *F. brevicalycina* St. des Antilles et de *F. socotrana* de l'île de Socotra. Périanthe à 4 carènes à marge entière ou sinuée. Vit sur les écorces. — S. J.-A.

**Szweykowski (J.).** — *Nowe stanowiska rzadkich watrobowcow* krajowych. (*Sprawozd. Poznan. Przyj. Nauk* III-IV. Poznan, 1955). En polonais.

Données nouvelles sur les Hépatiques de la Pologne. Les plus intéressants sont : *Lophozia ascendens*, *Chandonanthus setiformis*, *Calypogeia Mulleriana*, *Crossocaly Hellerianu*, *Lophocolea heterocolpos*, *Scapania gymnostophila*. — A. Boros.

**Szweykowski (J.).** — Stan zbadania flory watrobowcow Polski (*Sprawozd. Poznan. Przyj.* Nauk III-IV. Poznan, 1955). En polonais.

L'A. passe en revue les résultats des recherches actuelles des Hépatiques de la Pologne et il représente sur une carte géographique les territoires qui sont bien, et ceux qui sont moins profondement explorés. Pour terminer l'A. énumère toutes les espèces connues de la Pologne. — A. Boros.

**Tuomikoski (R.).** — Ueber den heutigen Stand der Laubmoosesystematik Systematics of to-day (*Uppsala Univ. Arsskr.* 1958 : 6, Uppsala, p. 65-69, 1958).

Le système actuel des Mousses repose essentiellement sur le travail de Fleischer : Die Musci von Bultenzorg. Les systèmes suivants (ceux de Brotherus et de Dixon) ne représentent que des compléments. Le temps des connaisseurs universels de Mousses est terminé. Malheureusement, les monographies de genres et de familles restent délaissées. Il faut souhaiter un autre type de travaux plus concentrés sur des travaux de macrosystématique. La cytologie, la génétique, la méthode expérimentale pour les espèces critiques et les taxa d'ordre inférieur doivent intervenir. Il faut revoir les variétés anciennement décrites qui pourraient correspondre à des espèces ou à des modifications (écomorphoses ; ex. pour les Sphaignes). Les cultures sont nécessaires, par ex. chez les espèces à nombreuses formes comme *Hypnum cupressiforme*, *Drepanocladus exannulatus*. Si la systématique bryologique se montre encore conservatrice, on peut espérer une modernisation des recherches. — S. J.-A.

**Vajda (L.).** — A *Frullania inflata* Gottsche = *F. cleistostoma* Schiffn. et Wollny felfedezése Magyarországon (*Botanikai Közlemények*, **47**, p. 101-106, Budapest, 1957). En hongrois.

Le résumé allemand de cet article a été publié dans la *Rev. Bryol.*, **25**, p. 101-106, 1956. — A. Boros.

**Vajda (L.).** — *Plagiothecium densifolium* (Lindb.) Broth. in Ungarn (*Mitt. der Thüring. Bot. Ges.* **1**, p. 225-230, 1955. Th. Herzog-Festschrift). En allemand.

Source MNHN, Paris

La [illegible]atition du *Plagiothecium denticulatum* dans plusieurs groupes de montagnes de la Hongrie (ainsi dans les monts Pilis, Matra, Bükk, Tornai Kurszt et Mecsek), fait écho[illegible] l'auteur une supposition que le *P. d.* existait seulement au Caucase. On a retrouvé cette espèce en Hongrie avec sporogone, dont l'A. donne la description. — A. Boros.

**Wijk (R. van der).** — Nomenclature proposals for the Montreal Congress. (*Taxon*, **VIII**, 1, p. 17-18, 1959).

Résultat du vote à propos du point de départ de la nomenclature des Mousses. Décision à soumettre au prochain Congrès international. Noms de familles : employer la liste de Evans (*Bot. Rev.*, 1935) pour les Hépatiques et celle de Fleischer pour les Mousses. Les spécimens vivants ne peuvent servir de type. Le nom *Grimaldia* est rejeté, l'autre *Pleuropus* : indécision. — S. J.-A.

**Wijk (R. van der) et Margadant (W. D.).** — New combinations in mosses. II (*Taxon*, **VIII**, 2, p. 70-75, 1959).

Dans cette seconde liste alphabétique, de nouvelles combinaisons sont proposées pour les genres dont le nom commence par les lettres B et T. On les retrouvera dans le premier volume de l'Index Muscorum actuellement sous presse et qui paraîtra dans la seconde moitié de l'année 1959. — S. J.-A.

**Wijk (R. van der) et Margadant (W. D.).** — New combinations in mosses. III (*Taxon*, **VIII**, 3, p. 106, 1959).

Liste de 17 combinaisons nouvelles, avec basionyme et références bibliographiques. — S. J. A.

**Zanten (B. O. van).** — Trachypodaceae. A critical revision (*Blumea*, **IX**, 2, p. 477-575, 12 pl., 1959).

Les Bryologues sont tous convaincus de l'intérêt des monographies de genres ou de familles, aussi prendront-ils connaissance avec le plus grand intérêt de cet important travail relatif aux 6 genres qui composent la famille des Trachypodaceae : *Trachypus*, *Trachypodopsis*, *Diaphanodon*, *Pseudospiridentopsis*, *Duthiella*, *Pseudotrachypus*. Le plan adopté est le suivant : histoire de la famille, relations avec les groupes voisins, relations à l'intérieur de la famille, distribution, écologie, puis étude genre par genre. Dans la clé des genres, les noms apparaissent plusieurs fois, ce qui permet de classer les spécimens dépourvus de capsules mûres. Pour chaque genre on trouve dans le même ordre : description, historique, relations, distribution, écologie, clé des espèces, étude de chaque espèce comprenant synonymie, liste des spécimens étudiés, distribution, notes morphologiques, figures, carte de distribution. Combinaisons nouvelles : *Trachypus bicolor* var. *viridulus* (Mitt.), *T. humilis* var. *tenerrimus* (Herz.). *Duthiella declinata* (Mitt.), *D. flaccida* var. *rigida* (Broth.), *D. flaccida* var., *media* (Nog.). Variétés nouvelles : *Trachypodopsis serrulata* var. *crispatula*, *T. s.* var. *Guilberti*, *Diaphanodon blandus* var. *recurvifolius*, *D. b.* var. *ceylonensis*. De nombreux noms passent en synonymie. Travail particulièrement présenté, très bien illustré, basé sur une riche documentation et sur l'examen minutieux d'un nombre considérable de spécimens. Thèse de doctorat (Université de Groningen) préparée sous la direction du Prof. van der Wijk. — S. J.-A.

## *ANATOMIE, MORPHOLOGIE, DÉVELOPPEMENT, GERMINATION, RÉGÉNÉRATION*

**Baur (L.).** — Regeneration Versuche an Sporogon von *Physcomitrium pyriforme* (Brid.) (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, **70** (9), p. 424-432, 3 fig., 1957).

**Enlford (M.).** — Sporelings, gemmalings and regeneration in *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum. (*Mitt. Thüringischen Bot. Gesellsch.*, Th. Herzog-Festschrift, 1, 2-23, p. 245-258, 29 fig., 1 tabl., 1955).

Les spores de *B. t.* produisent un protonéma du type *Cephalozia* ou filamenteux. Le développement des propagules correspond à celui des spores. La régénération à partir de cellules dédifférenciées de plantes adultes se produit sur les feuilles et sur les tiges ; un protonéma filamenteux se forme et donne une plante nouvelle ou bien une masse ovoïde se transforme immédiatement en une tige feuillée par l'activité d'une cellule apicale à trois faces arlives ; parfois, la masse ovoïde produit d'abord un protonéma filamenteux. L'oc blessure ou l'addition de 2,4-D active la régénération. — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

**Gorton (B. S.) et Eakin (R. E.).** — Development of the Gamelophyte in the moss *Tortella caespitosa* (*Botan. Gaz.*, **119**, 1, p. 31-38, 1957).

**Hattori (S.), Mizutani (M.) et Inoue (H.).** — On the archegonia of *Takakia lepidozioides* (*The Journ. of Japan. Botan.*, **33**, n° 11, p. 321-322, 1958).

Description des archégones (avec dessins et photographies) trouvés sur du matériel frais récolté par H. INOUE dans les Monts Shirouma. Ces archégones sont nus et naissent à l'aisselle des feuilles, les *Takakia* appartiennent bien aux Bryophytes et représentent la plus primitive des formes connues. Il serait très important de trouver des sporophytes et des anthéridies. — V. A.

**Inoue (H.).** — Studies on spore of Hepaticae. 4. *Makinoa crispata* (Steph.) Miyake (*Botan. Magazine*, Tokyo, **71**, n° 840, p. 214-217, 1958).

Le genre *Makinoa* a été placé par NAKAI dans la famille des Makinoaceae et par K. MÜLLER dans les Dilaenaceae. L'A. a étudié la germination des spores sur divers milieux de culture. Le type de germination de cette espèce diffère de celui des Pelliaceae et suit un mode que l'A. appelle : *Makinoa-type* représenté sur une planche de figures ; ce mode est différent de celui des *Metzgeria*, des *Riccardia* et des *Pellia*. — V. A.

**Inoue (H.).** — Regeneration of the leaf of *Acrobolbus ciliatus* (*Journ. Bot.*, **33**, n° 10, p. 302-306, 1958).

Cette espèce connue seulement à l'état stérile est capable de se reproduire par voie asexuée grâce à la régénération des cellules foliaires : cellules marginales des feuilles ou celles du sommet de la feuille. Les cellules initiales des rhizoïdes ne se distinguent pas des cellules voisines mais elles se colorent en rouge par le rouge neutre. La régénération suit le type *Nardia* décrit par Margaret FULFORD. *Acrobolbus ciliatus* est conspécifique avec *A. tilibuensis* (Hatt.) Hatt. et son aire comprend : Inde, Japon, et l'Amérique du N (N. Carolina et Tennessee). Une planche de figures très claires illustrent cet intéressant travail. — V. A.

**Noguchi (A.).** — Germination of spores in two species of *Sphagnum* (*Journ. of the Hattori Botan. Labor.*, n° 19, p. 71-75, 1958).

L'A. a observé la germination des spores de *S. squarrosum* et *S. girgensohnii* en culture sur solution de Benecke. Dans le *S. squarrosum* la spore produit un simple protonema thalloïde tandis que dans *S. g.* un 2e et un 3e protonémata se forment à partir du 1er. Les filaments réunissant les protonémata diffèrent des rhizoïdes. La formation de ces derniers se localise dans la région des cellules basales et marginales du protonémata. Le gamétophore, généralement solitaire, dérive des cellules marginales et basales du protonémata et du côté opposé à la région des rhizoïdes. Dans les feuilles juvéniles les cellules sont uniformément hexagonales et chlorophylleuses, ce n'est que dans les 4e-5e feuilles supérieures que les cellules perdent leur chlorophylle, deviennent hyalines, s'agrandissent et s'entourent par 5-6 cellules allongées chlorophylleuses. Après la formation de la plante feuillée le protonéma reste vert. Deux planches de figures illustrent ces intéressantes observations. — V. A.

**Noguchi (A.) et Furuta (H.).** — Regeneration in *Brothera leana* (*The Bryologist*, **61**, 4, p. 361-366, 1 pl., 1958).

Culture sur des assiettes poreuses sur milieu dont le pH = 5. Les propagules produisent une protubérance qui donne naissance à un filament d'abord simple puis ramifié et dont les cellules sont remplies de chloroplastes. La régénération des feuilles s'effectue de la même manière. Sur des fragments de feuilles, les filaments naissent des cellules de la surface coupée ou du voisinage. Des tiges produisent des filaments aux extrémités nutrilères. La séparation des feuilles d'après les tiges est nécessaire pour le développement du protonéma. Discussion. — S. J.-A.

## *PHYSIOLOGIE, CHIMIE*

**Asprey (G. F.), Benson-Evans (K.) et Lyon (A. G.).** — Effect of Gibberellin and Indoleacetic Acid on Seta Elongation in *Pellia epiphylla* (*Nature*, 181, p. 1351, 1958).

En Grande Bretagne les sporogones de *P. e.* sont complètement différenciés à la fin de septembre. Dans les conditions naturelles l'allongement du seta, dû à l'élongation des cellules qui le constituent, ne commence que l'année suivante, généralement tard en février. Cet allongement suit la maturation des spores. En 3-4 jours le seta s'allonge

Source MNHN, Paris

[illegible] jusqu'à 80 mm. Wagner pense que le stimulus pour l'allongement provient d[illegible]sur et qu'il est dû à la production d'auxine pendant ou suivant la production dr[illegible]s. Les AA. ont traité les sporophytes de *P. e.* portant des capsules mûres mais [illegible] allongés par une solution de 100 p. p. m. de gibbérellate de potassium (« Gibrel » de M[illegible]k). Les témoins furent arrosés avec de l'eau. Dans les plantes traitées, les setas s[illegible] allongés de 57 mm. en 5 jours alors que les témoins n'ont pas été affectés. Les setas donc réagissent donc ainsi : sporophytes jeunes attachés au gamétophyte, traités par le gibbérellate de potassium et par l'ac. indoléacétique subissent un allongement. Les sporophytes isolés s'allongent faiblement (7-10 mm.) ; après traitement par l'ac. indoléacétique suivi de gibbérellate de K, ils s'allongent fortement (63 mm.), par l'ac. indoleacétique seul l'allongement est de 37 mm. Les expériences continuent. Les *Pellia* diffèrent des autres Jungermanniales en ce que la division des spores se produit avant leur dehiscence hors des capsules. Les sporogones traités par la gibbérelline développent des rhizoïdes dans les spores multicellulaires alors que dans la nature cela se produit après la dispersion des spores.

C'est pour la première fois que l'on observe la réaction des Hépatiques vis-à-vis de la gibberelline. D'autres résultats seront consignés ultérieurement. — V. A.

**Kvet (J.).** — The influence of Water-soluble Component of Peat-moss (*Sphagnum*) on the growth of Algae in cultures (*Preslia*, **30**, 2, p. 126-137, 1958). Résumés en russe et en anglais.

Les essais de l'A. sur l'influence des substances humiques, de la tourbe sur la croissance de *Ulvogonium euchlorum*, Algue et de l'extrait des *Sphagnum* vivants meurent à la conclusion que l'extrait de *Sphagnum* vivant présente une activité biologique comparable à celle d'extrait de tourbe, produit biochimique de sa transformation. Plusieurs tableaux et graphiques. — V. A.

**Maltzahn (K. E. von) et Mac Quarrie (I. G.).** — Effect of giberellic acide on the growth of protonema of *Splachnum ampullaceum* (L.) Hedw. (*Nature*, n° 4644, p. 1139-40, 1958).

**Nisbet (Mme).** — Aperçu chimique sur quelques ruisseaux des Vosges : le Ralouleau et ses affluents (*Ann. Station centr. Hydrobiol. appl.*, **7**, p. 271-281, 9 fig., 1958).

Étude de la composition chimique de l'eau de plusieurs ruisseaux prenant leur source dans des tourbières où vivent plusieurs espèces de *Sphagnum* et des *Polytrichum*. Les eaux de ces tourbières sont pauvres : elles n'ont d'autre origine que les précipitations atmosphériques. — S. J.-A.

**Rousseau (J.).** — Morphose du sporogone de deux *Anthoceros* par action de l'acide dichlorophénoxyacétique (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **105**, 5-6, p. 231-236, 3 fig.).

Le 2,4 D inhibe fortement l'élongation du sporogone et augmente son diamètre ; l'involucre est 3 fois moins haut que chez les témoins et peut s'étaler en collerette. Le diamètre du tissu sporifère est sensiblement le même que pour les témoins. La mise en liberté des spores doit être provoquée. Il pourrait y avoir corrélation hormonale entre gamétophyte et sporophyte. — S. J.-A.

## *CYTOLOGIE, GÉNÉTIQUE*

**Chopra (N.).** — Cytology of *Rhodobryum roseum* (Weis.) Limpr. and *Bryum argenteum* Hedw. (*Curr. Sci.* (India), **20**, p. 60-61, 1957).

**Halmen (K.).** — Cytotaxonomical studies in some Danish mosses (*Bot. Tidskr.*, **54**, 1, p. 23-43, 1958).

**Mentschen (J.).** — Considérations sur la génétique des Mousses. L'existence de complexes de facteurs liés chez *Brachythecium rutabulum* Schpr. (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 259-267, 1955).

Étude des mutations produites chez *Br. rutabulum* par l'action des radiations ionisantes sur les spores (rayons X et rayons γ du radium). On obtient des complexes de facteurs gamétophytiques mutant simultanément mais aucun complexe de facteurs sporophytiques. Par croisement entre souches mutantes on constate que ces complexes se comportent comme s'ils étaient liés entre eux. — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

**Stefureac (Tr.).** — Un cas de polyploïdie chez *Polytrichum norvegicum* Hedwig. (*Buletin stiintif., Acad. Romine*, **9**, p. 327-338, Bucuresti, 1957, 1 fig.). En roumain, avec résumé français.

L'exemplaire de *Polytrichum norvegicum* — *sexangulare* trouvé dans les hautes montagnes de Rodna et Fogaras a un nombre de chromosomes n = 14, tandis que celui des genres de *Polytrichum* en général a un nombre de n = 7. C'est le premier cas de polyploïdie chez les espèces de *Polytrichum*. L'A. donne aussi la description de la forme équivalente (n = 28). Le genre a donc plusieurs formes de chromosomes qui se trouvent mêlées dans les Carpathes — A. Boros.

## *RÉPARTITION, ÉCOLOGIE, SOCIOLOGIE*

**Anderson (Lewis E.).** — The Mosses of North Carolina. VII. Addenda and corrections (*The Bryologist*, **61**, n° 3, p. 204-213, 1958, à suivre).

Très utile travail de révision concernant 33 espèces de Mousses, dont plusieurs sont à exclure de la flore muscinale de la Caroline du Nord. Indispensable à consulter pour les bryologues étudiant la répartition géographique des Mousses dont quelques-unes existent en Europe. Rappelons la présence dans la C. du N. du *Bryoxiphium norvegicum* (Brid.) Mitt., de *Molendoa sendtneriana* (Brid.) Limpr., et de *Mercya ligulata* (Spruce) Schimp. — V. A.

**Ando (H.) and Susaki (Yoshiyuki).** — The vegetation and flora of Bryophytes on Mt. Onlake, Japan (*Scientif. Research. of Mt. Ontake*, Sér. 6, p. 615-715, 1958, Nagano). En japonais, avec résumé en anglais.

Les AA. ont reconnu 18 associations végétales y compris les Bryophytes et les Lichens. Les Bryophytes appartiennent à des éléments suivants : 1° Holarctiques : Mousses 80 esp. (39 %). Hepatiques : 30 (42 %) ; 2° Élément nord-pacifique M. : 11 (7 %), H. : 4 (1 %) ; Cosmopolites, M. : 20 (12 %), H. : 2 (3 %) ; Est Asiatique : M. : 37 (22 %), H. : 14 (20 %) Tropical : M. : 2 (1 %), H. : 1 (1 %) ; Japonais : M. : 31 (19 %), H. : 21 (30 %). La distribution verticale des Bryophytes du Mt Ontake est étudiée en relation avec la zonation des plantes vasculaires. Le nombre des Bryophytes du Mt Ontake s'élève à 163 espèces et 7 variétés appartenant à 86 genres de Mousses et 72 d'Hépatiques, 1 sous-espèce et 3 variétés appartenant à 12 genres. Une espèce et une variété sont nouvelles pour le Japon. La bibliographie comprend 19 ouvrages résumés. — V. A.

**Arnell (S.) et Märtensson (O.).** — A contribution to the knowledge of the bryophyte flora of W. Spitsbergen, and Kongsfjorden (King's Bay, 79° N.) in particular (*Ark. f. Botanik*, Ser. 2, 4, n° 6, p. 105-161, 1956, Stockholm). Quatre figures dans le texte.

Étude d'une collection de Bryophytes réunie par les AA. en 1956, lors d'une visite dans la région W de Spitsbergen, principalement dans la région de King's Baye. La bryoflore de cette région est peu connue, de sorte que les investigations des AA. apportent une large contribution à nos connaissances sur ce point. D'une manière générale cette flore est celle des régions arctiques. La collection comprend 55 esp. d'Hépatiques, 2 *Sphagnum* ont été indiqués par Polunin et 120 Mousses. Il faut remarquer une grande variation des espèces au moins communes, variations dues à la rudesse du climat et des facteurs écologiques qui en résultent. Les remarques écologiques accompagnent chaque espèce citée et un court historique permet de suivre les recherches effectuées par d'autres botanistes ayant visité King's Bay avant les AA. Les bryologues étudiant les Muscinées des régions arctiques auront grand intérêt à consulter cet important travail. Quarante-sept ouvrages sont cités. — V. A.

**Barkman (J. J.).** — De voorjaarsexcursie naar Winterswijk (*Buxbaumia*, **12**, 3-4, p. 33-45, 1958).

Liste des Hépatiques, Sphaignes et Mousses récoltées aux environs de Winterswijk (E de la province de Gueldres), sur les arbres, au bord des ruisseaux, sur les bancs calcaires, les sols calcaires frais, les parties tourbeuses. Tableau. Observations critiques concernant *Barbula fallax*, *B. vinealis* var. *cylindrica*, *Campylium elodes*, *Drepanocladus fluitans*, *Riccardia sinuata* var. *major*. — S. J.-A.

**Boros (A.) et Felföldy (L.) et Vajda (L.).** — Die Moosflora der Halbinsel Tihany (*Annal. Biol. Tihany*, **25**, p. 293-302, Tihany, 1958). En hongrois avec résumé allemand.

Source MNHN, Paris

Tihany, celle presqu'île du Lac Balaton formée pour la plupart par des tufs volcaniques, est privée de la plus grande partie des Mousses silvatiques à cause de son climat trop sec ; par contre elle est riche en espèces continentales et subméditerranéennes. Le nombre des espèces de ses Hépatiques et Mousses est de 130. Les espèces les plus remarquables sont les suivantes : *Turiella virid[illegible]flava*, *Ulota brevirostris*, *Gymnostomum calcareum*, *Seligeria pusilla*, *Grimmia plagiopodia*. Parmi les espèces subméditerranéennes il faut citer : *Riccia ciliifera*, *Grimaldia fragrans*, *Rhynchostegium megapolitanum*, *Rhynchostegiella algeriana*, etc. — A. Boros.

**Boros (A.) et Vajda (L.).** — Für die Flora Ungarns neue und interessante Moose. II. (*Annal. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung.*, **50**, p. 93-106, Budapest, 1958). En allemand.

Dans leur second rapport les AA. signalent entre autres données 21 espèces nouvelles pour la Hongrie actuelle. Les plus intéressantes sont : *Riccia canaliculata*, *Marsupella sparsifolia*, *M. emarginata*, *Nardia geoscyphus*, *Scapania microphylla*, *S. parvifolia*, *Archidium alternifolium*, *Brachydontium trichodes*, *Blindia acuta*, *Cynodontium torquescens*, *Rhacomitrium sudeticum*, *Pohlia grandiflora*, *P. annotina*, *Bryum veroneuse*, *Campyloshrenum saxicola*, *Zygodon viridissimus*, *Thuidium tamariscinum*, *Brachythecium geheebii*. — A. Boros.

**Brotzer (K.) et Szweykowski (J.).** — Further localities of xerothermic liverworts *Grimaldia fragrans* (Balbis) Corda, *Fimbriaria siarensis* (Wahl.) Nees and *Riccia ciliifera* Link in south Poland (*Fragmenta Florist. et Geobot.*, 4, p. 203-219, 1958). En polonais, avec résumé anglais.

Les AA. font connaître une nouvelle localité pour les espèces indiquées dans le titre dans les montagnes de Gory Swietokrzyskie (district d'Opatow) et d'autres localités du *Grimaldia fragrans*. Le *Riccia ciliifera* existe sous forme de *f. pedemontana* (Steph.) K. Müll. Selon l'opinion des AA. le *R. ciliifera* n'est point un taxon homogène. Carte de répartition de ces espèces en Pologne, des dessins de leurs caractères anatomiques et écologiques de leur localité. — A. Boros.

**Demaret (F.).** — Aperçu sur la flore et la végétation des forêts à *Hagenia abyssinica* (Bruce) Gmel. du Ruwenzori occidental (*Bull. Jard. Bot. de l'État Bruxelles*, **XXVIII**, p. 331-336, 1958).

Dans cette intéressante étude sur la végétation des forêts à *Hagenia abyssinica* l'A. signale les Bryophytes saxicoles, terricoles et épiphytes. Les tourbières à *Sphagnum* et *Breutelia* coiffent les crêtes et les pentes. Au point de vue bryologique l'A. souligne que parmi la douzaine d'espèces nouvelles trouvées jusqu'à présent dans le matériaux récoltés, cinq proviennent de l'étage des Bruyères. — V. A.

**Lelinski (F.) et Filipek (M.).** — The flora and plant communities of the loess-steppe reserve in Bielinek on the Oder. (*Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią*, **IV**, p. 5-198, Poznan, 1958). En polonais avec résumé anglais.

En faisant l'étude des réserves naturelles des rives de l'Oder (Odera) les AA. décrivent en détail les Mousses du pays aussi, et ils donnent la liste des espèces. Les Mousses subméditerranéennes les plus intéressantes de ce terrain sont : *Pleurochaete squarrosa*, *Astomum crispum*, *Pterygoneurum pusillum*, *P. subsessile*, *Pottia bryoides*, *Phascum curvicolla*, etc. — A. Boros.

**Clark (L.).** — Hepaticae collected by Svihla near Seward and Fairbanks, Alaska (*The Bryologist*, **61**, 2, p. 152-153, 1958).

Records de 21 espèces d'Hépatiques en Alaska et de *Bucegia romanica* en British Columbia. — S. J.-A.

**Dula (J.).** — Beitrag zur Verbreitung der Lebermoose in der Tschechoslowakei (*Acta Musei Silesiae* VII-I, p. 31-63, Opava, 1958). En tchèque avec résumé allemand.

En plus de sa propre collection l'A. a fait l'examen de celles de Pilous, Fulschig, Vezda et d'autres se trouvant dans des différents herbiers, ainsi qu'il a revisé des collections plus anciennes. Par suite de ce travail l'A. publie beaucoup de données nouvelles et intéressantes et des rectifications. Voici quelques-unes des plus intéressantes : *Barbilophozia hatcheri*, *Scapania scandica*, *S. mucronata*, *Madotheca baueri*, etc. — A. Boros.

**Felföldy (L.) et Tuth (L.).** — Das Vorkommen der *Fontinalis antipyretica* L. und *F. hypnoides* R. Hartm. im Balaton-See (*Annal. Inst. Biol. Tihany*, **24**, p. 335-344, Tihany, 1957). En hongrois avec résumé allemand.

Source MNHN, Paris

Les AA. constatent que le *Fontinalis antipyretica* est fréquent, tandis que le *F. hypnoides* est rare dans les marais rosseliers du Baltalon, là où les bords du lac sont protégés contre le vent. Le *Fontinalis* n'existe dans le lac que là, où il y a du carbondioxyde libre donc au fond des marais rosseliers ; mais comme l'eau du lac secrète du carbonate de calcium, le vent emporte l'eau calcium-carbonatée même jusqu'au fond des marais rosseliers, c'est pourquoi on cherche en vain les espèces de *Fontinalis* aux bords du lac exposés au vent. — A. Boros.

**Felix (Charles J.).** — Mosses of Harlan County, Kentucky (*The Bryologist*, **61**, n° 3, p. 242-246, 1958).

Liste de 11 espèces de Mousses dont les suivantes sont citées pour la première fois pour l'état de Kentucky : *Andreaea rothii* Web. et Mohr., *Pogonatum brachyphyllum* (Mx) P. Beauv., *Dicranodontium denudatum* (Brid.) E. G. Britt., *Tortella humilis* (Hedw.) Jenn., *Wrissia controversa* Hedw., *Hygroamblystegium orthocladon* (P. Beauv.) Grout. — V. A.

**Gemmell (Alan R.).** — A preliminary study of the Hawaiian Moss Flora (*Mitt. Thuring. Bot. Gesellsch.* Th. Herzog-Festschrift, **1**, 2-3, p. 71-86, 1955, 1 graph., 1 carte, 5 tabl.

Étude biogéographique des Mousses des Hawaï. Origine des endémiques à partir d'espèces dioïques dont le nombre est important dans cet archipel. La flore des Hawaï ressemble surtout à celle du SE de l'Asie, de l'Australie et de l'Océanie. Elle serait venue du SE de l'Asie soit par un pont continental soit en passant par une série d'îles. Puis la suite les endémiques se seraient différenciés. — S. J.-A.

**Györffy (I.).** — Novitas bryologicas. VII. Pleurocarpy in *Polytrichum commune* var. *uliginosum* (*The Bryologist*, **61**, 2, p. 132-136, 3 fig., 1958)

Interprétation d'un cas de pleurocarpie observé sur un spécimen de *P. c.* dans les Tatra : un facteur écologique a stimulé la croissance de la tige qui portait des archégones ; après fertilisation un sporophyte commença à se développer. Section longitudinale à l'apex de la tige d'origine. — S. J.-A.

**Higinbotham (B. W.)** and **Higinbotham (N.).** — Notes on some specimens of *Brachythecium* and *Cirriphyllum* from the Pacific Northwest (*The Bryologist*, **61**, p. 350-355, 1958).

D'après les AA. les *B. rutabulum* (Hedw.) BSG et *B. rutabulum* var. *flavescens* (Brid.) BSG n'existent pas sur la côte nord-ouest du Pacifique. Le *Cirriphyllum cirrosum* var. *coloradense* (Ausl.) Grout ne semble pas exister dans le Washington ou l'Idaho. La présence du *B. nelsoni* Grout paraît douteuse dans le Hidagu. Le *B. oxycladon* (Brid.) Jaeg. et Sauerb. est à exclure dans le Washington. — V. A.

**Horikawa (Y.).** — The range of *Cyathophorella tonkinensis* (Broth. et Par.) Broth. (*Mitt. Thur. Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 107-112, 1 tabl., 2 cartes. 1955).

Synonymie de *C. t.*, distribution (Tonkin, Formose, Liu Kiu, Japon), liste des spécimens examinés, discussion phytogéographique. — S. J.-A.

**Iwatsuki (Z.)** et **Hattori (S.).** — Studies on the epiphytic moss flora of Japan. The epiphytic Bryophyte communities in the subalpine zone of central Japan (*The Journ. of the Hatt. Botan. Labor.*, n° 20, p. 17-32, 1958)

Les recherches des AA. concernent les associations épiphytiques dans les forêts de Conifères de la zone subalpine des Mts Kisukoma (Préfect. Nagano), dans le Japon central. Sur 11 exemplaires d'arbres appartenant à cinq espèces : *Tsuga diversifolia*, *Abies mariesii*, *A. veitchii*, *Picea jezoensis* var. *hondoensis* et *Betula ermanii* 7 associations bryophytiques ont été reconnues. 1° *Dicranum hamulosum-Bazzania denudata* subsp. *ovifolia* à la base des troncs. 2° *Nipponolejeunea subalpina* sur les parties basses des troncs. 3° *Frullania monilitata subsp. obscura-Habrodon leucotrichus* sur les parties moyennes jusqu'aux portions supérieures des troncs. 4° *Ulota-Frullania detarayi* sur les parties supérieures des troncs, les cimes et les branches. La flore bryophytique de la zone subalpine diffère de celle des autres régions du Japon par sa composition. Sur 67 espèces de Bryophytes épiphytes du Japon 33 espèces (50 %) représentent un élément circumpolaire, 27 espèces (40 %) un élément asiatique, et 7 espèces (10 %) un élément nord-pacifique. Les caractères des écorces influent en partie sur les types d'associations trouvées sur les arbres (texture et pH). Les résultats des observations sont représentés sur 9 tableaux. Les types de forme de croissance sont ceux de Gimmingham (1955) et Iwatsuki et Hattori (1956). Les méthodes de travail sont exposées, enfin une bibliographie de 18 titres de travaux consultés termine cet intéressant travail. — V. A.

Source MNHN, Paris

Jelene (F.). — Contribution à l'étude de la flore bryologique du Tibesti (*In Mission Botanique au Tibesti*, par P. Quézel, *Institut de Rech. Sahar.*, mém. n° 4, p. 83-88, 1958).

Liste de 27 Mousses récoltées au Tibesti ; 17 espèces sont nouvelles pour le massif. La plupart ont un caractère méditerranéen et existent en Afrique du N. Pas d'endémiques. Au Tibesti se rejoignent des éléments méditerranéens, subocéaniques, tropicaux, orientaux. — S. J.-A.

Jovet-Ast (S.). — Hépatiques du Tibesti. *In* P. Quézel, Mission Botanique au Tibesti (*Institut de Rech. Sahar.*, mém. n° 4, p. 81-82, 1958).

Six Marchantiales ont été récoltées au Tibesti dont trois nouvelles pour le Sahara. Ce sont des méditerranéennes. — S. J.-A.

Krejl (M.). — Ein Beitrag zur Physiologie der Gattung *Riccia* (*Preslia*, 31, p. 27-33, Praha, 1959, avec 7 tab.). En tchèque avec résumé en allemand.

L'A. traite la naissance des thalles (colonies) de *Riccia* et les formes qu'elles prennent à mesure du développement de la plante. La formation des rosettes pendant la ramification dichotomique, ainsi que les formes anormales de thalles sont représentées par de nombreux dessins. — A. Boros.

Kuppe (F.). — Beiträge zur Kenntnis der Moosflora des Fichtelgebirges und der Fränkischen Schweiz (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, I, 2-3, p. 113-114, 1957).

Notes biogéographiques concernant le Fichtelgebirge et la Suisse franque. Végétation muscinale des sols forestiers, des arbres, des troncs pourris, des rochers granitiques, des sources et des rivières, des marais, d'un îlot de dialyse, etc... Quatorze espèces nouvelles pour le Fichtelgebirge et six nouvelles pour la Suisse franque. Liste des espèces et variétés récoltées : 67 Hépatiques, 8 Sphaignes, 120 Mousses ; indication des localités, stations, altitudes. — S. J.-A.

Kuc (M.). — *Seligeria calcarea* (Hedw.) Br. eur. in Poland. (*Ekologia Polska*, Seria B., 4, p. 317-319, 1958). En polonais avec résumé en anglais.

L'A. a découvert le *Seligeria calcarea* près de la Vistule sur un rocher calcaire du Crétacé, et il donne une carte de sa répartition en Europe et en Amérique. — A. Boros.

Kuc (M.). — *Rhynchostegiella tenella* Limpr., *Desmatodon cernuus* Br. eur. and *Cirriphyllum germanicum* Lorske et Fleischr. in Poland. (*Ekologia Polska*, Ser. B., 4, p. 47-51, 1958). En polonais avec résumé anglais.

L'A. a découvert le *Rhynchostegiella tenella* Limpr. (= *algiriana*) dans le Jura de Krakow, le *Desmatodon cernuus* près de Kleczanow, le *Cirriphyllum germanicum* sur le tronc d'un Hêtre dans le district d'Olkus. Les dessins de ces trois espèces, ainsi que la carte de leur répartition en Europe complètent l'article. — A. Boros.

Meijer (Wim). — Over de mosflora van de nederlandse Vennen (*Buxbaumia*, 12, 3-4, p. 46-52, 1 carte, 2 tabl., 1958).

Examen botanique et chimique de 50 Mousses pour chercher s'il existe une corrélation entre la composition de l'eau et la végétation des « bigs » et des « fens ». Ces marais ont été divisés en acides ou oligotrophes, mésotrophes et eutrophes. Plusieurs Muscinées rares : *Calliergon megalophyllum*, *Mnium cinclidioides*, *Cephalozia macrostachya*, *Riccia huebeneriana*. — S. J.-A.

Mikirwiez (J.) et Troewiez (A.). — Epiphytic bryophytes from different forest associations in the National Park of Bialowieza (*Acta Soc. Bot. Polon.*, 27, p. 463-482, Krakow, 1958). En polonais avec résumé anglais.

Les AA. ont étudié les Bryophytes épiphytiques croissant sur l'écorce de différents arbres de la forêt vierge de Bialowieza (*Picea*, *Quercus*, *Carpinus*, *Alnus*, etc.), ainsi que les associations, dans lesquelles se rencontrent ces Bryophytes. — A. Boros.

Mull (E. T.). — The Bryophytes and Lichens of Onotoa, Gilbert Islands (*The Bryologist*, 61, n° 4, p. 370-373, 1958).

L'A. cite 3 espèces de Mousses et 2 espèces d'Hépatiques ainsi que 8 espèces (Lejeunéacées corticicoles) de Lichens dans cet atoll situé au sud des îles Gilbert dans le Pacifique. — V. A.



Source MNHN, Paris

**Nagano (I.) and Noguchi (M.).** — Moss vegetation at the Limestone and Quartz-diorite Areas in Mt Yotuna-yamata, Central Japon (*Bull. of Chichibu Museum Hist.*, n° 8, p. 71-80, 1958). En japonais, résumé en anglais.

Liste des Mousses récoltées : 1° sur des rochers calcaires humides ; 2° à la base des falaises calcaires et sur des corniches couvertes par un humus fin ; 3° sur des rochers calcaires ensoleillés ; 4° sur des rochers calcaires dans les forêts ; 5° sur des rochers calcaires couverts par de l'humus ; 6° sur des rochers humides de quartz-diorite ; 7° sur des blocs de quartz-diorite dans les marais ; 8° *id* dans la forêt. Les Mousses comme *Trichostomitrium longisetum*, *Neckera muratae*, *Homaliadelphus targionianus*, *Molendoa sendtneriana* dominent sur les calcaires secs. Les surfaces de quartz-diorite portent des Mousses qui croissent dans les régions tempérées. Carte montrant la disposition des roches du Mt Yotuna et une planche de photographies illustrent ce travail. — V. A.

**Noguchi (A.) et Nagano (I.).** — Mosses of Chichibu, Central Japan (*Bull. of the Chichibu Mus. Natur. Hist.*, n° 8, p. 55-62, 1958). En japonais avec résumé en anglais.

Les recherches des AA. concernent l'étude comparative de la végétation muscinale dans les montagnes Akazawadake au NO de Tokyo à 1.800 m. d'alt. Les sols calcaires secs et ensoleillés portent des espèces calcicoles. Toutefois dans une situation ombragée la même végétation est plus éparse et elle est généralement dominée par des espèces qui croissent sur des sols non calcaires dans les régions tempérées. La végétation muscinale des « chert » est différente de celle des roches calcaires situées dans des conditions similaires.

La végétation sur des roches calcaires semble être influencée par l'action directe et indirecte du calcium contenu dans le substrat et par des facteurs microclimatiques sous lesquels se développe la végétation. — V. A.

**Noguchi (A.), et Nagano (I.).** — Mosses of Chichibu, Central Japan (*Bull. of the Chichibu Mus. of Natur. Hist.*, n° 8, p. 63-70, 1958). En japonais avec résumé en anglais.

Les AA. ont fait une étude comparative de la végétation muscinale des falaises calcaires et de grès siliceux entre 1.600-1.800 m. dans les montagnes Ogamalasawa. Les Mousses croissant habituellement sur des substrats non calcaires dans les régions tempérées se trouvent ici aussi sur des sols calcaires *humides*. Les Mousses trouvées ici sur des grès sont différentes des espèces vivants sur des falaises calcaires dans des conditions similaires. Des espèces calcicoles comme *Mnium hymenophylloides*, *Myurella sibirica*, *Neckera menziesii* et *Orthothecium rufescens* ont été trouvées aussi sur des grès siliceux *humides*. La distribution géographique semble être influencée non seulement par la nature de la roche mais aussi par des facteurs climatiques sous lesquels la végétation muscinale se développe. — V. A.

**Pavletic (Z.).** — Oekologische Verhältnisse der Moosvegetation an Wasserfällen der Plitvice-Seen (*Acta Botan. Croatica*, **16**, p. 63-88, Zagreb, 1957). En croate avec résumé allemand.

L'A. a étudié la végétation des Mousses prospérantes sur des tufs calcaires des cascades des Lacs-Plitvica. La flore des Mousses de cette localité est composée de 18 espèces de *Musci* et de 5 espèces d'Hépatiques, 17 de ces espèces — y compris 3 espèces d'Hépatiques — prennent part à la formation des tufs calcaires (Kalkluffbildner). Le *Cratoneurum commutatum* est dominant, mais aussi *Barbula tophacea*, *Eucladium verticillatum* et *Bryum ventricosum* ont un rôle important. L'A. démontre encore l'influence de la synthèse chimique de l'eau, ainsi que celle d'autres facteurs écologiques. — A. Boros.

**Pavletic (Z.).** — Beiträge zur Oekologie der Bryophyten an den Krka-Wasserfällen in Dalmatien (*Jugoslav. Akad. Znanosti* i Umien., Rad. 312, p. 95-137). En croate avec résumé allemand.

Selon l'opinion de l'auteur le *Cinclidotus aquaticus* joue un rôle important dans la formation des tufs calcaires dans les cascades des fleuves dalmatiques, dont l'eau contient une certaine quantité de chaux. On rencontre dans la même station avec le *C. fontinaloides* les *C. riparius* et *C. herzogii*. La dernière est une espèce nouvelle décrite récemment par l'A. Le *Didymodon bosniacus* Glowacki n'est autre, selon son opinion, qu'une forme du *Barbula tophacea* bien fréquente dans cette localité. L'A. démontre l'influence de certains facteurs sur la formation de tufs calcaires (coenose) ; tels sont : la dureté et la composition de l'eau, la vitesse du parcours des fleuves, les conditions de lumière et de température, etc. — A. Boros.

**Persson (Herman) et Weber (William A.).** — The Bryophyte flora of Mt Mc Kinley National Park, Alaska (*The Bryologist*, **61**, n° 3, p. 214-242, 1958).

Source MNHN, Paris

[illegible] qui s'étend sur « Mt MacKinley National Park » en Alaska, bien qu'inégalement explorée du point de vue bryologique se montre déjà étonnamment riche. La présente étude concerne surtout les récoltes effectuées en 1950 par W. A. WEBER et A. [illegible]ECK et des récoltes du Prof. SHACKLETTE (1957). Les AA. énumèrent ici 286 espèces dont 61 espèces d'Hépatiques, 17 espèces de *Sphagnum* et 208 espèces de Mousses. En comparant avec la bryoflore de Scandinavie 18 espèces seulement ne se retrouvent pas dans ce dernier pays, soit 6,3 %. Trois espèces sont nouvelles pour l'Amérique : *Leptodontium [illegible]atrium apiculatum*, *Marsupella commutata* et *Tortella inclinata*. Pour l'Alaska il faut noter 11 nouveautés : *Cephaloziella arctica*, *Dichelyma uncinatum*, *Fossombronia spinulosa*, *Isopterygium [illegible]rahypnum cochlearifolium*, *Kiaeria falcata*, *Lescuraea saxicola*, *Lophocolea minor*, *Plagiothecium [illegible]gum demissum*, *Pohlia vexans*, *Taylloria froelichiana* et *Tritomaria scitula*. Très intéressants commentaires critiques dus à H. PERSSON accompagnent les déterminations. La bibliographie de 41 titres de travaux est très précieuse ; les recherches ultérieures sont [illegible] cours. — V. A.

**Persson (H.).** — The genus *Takakia* found in North America (*The Bryologist*, **61**, 4, p. 359-361, 1958).

Récolte de *Takakia* dans Queen Charlotte Islands, le long d'un ruisseau près de l'Alpine Lake. Cette Hépatique (non reconnue comme Algue par les phycologues) possède quelques caractères semblables à ceux de *Haplomitrium* ou *Calobryum*. Liste des Bryophytes accompagnant *Takakia*. Remarques sur la distribution (Japon, N. Amérique). — S. J.-A.

**Podpera (S.).** — Ueber die südliche Verbreitungsgrenze von *Nowellia curvifolia* (Dicks.) Mitt. und *Diplophyllum albicans* (L.) Dum. Mortier in Europa (*Bull. Institut Botan. Acad. des Sc. de Bulgarie*, **6**, p. 107-110, avec carte, Sofia, 1958). En bulgare, alphabet cyrillique, avec résumé allemand.

Les résultats des recherches de l'A. prouvent que la distribution géographique des *N. c.* du *D. a.* s'étend vers le Sud jusqu'à la Bulgarie. — A. BOROS.

**Pettersson (Bengt).** — Einige bryologische Probleme in der Flora und Vegetation Gotlands, Schweden (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 167-171. [illegible]arle, 1956).

La flore muscinale des blurs et des arbres de Gotland est pauvre. La fréquence des périodes de sécheresse et le nombre d'heures d'ensoleillement jouent ici un rôle important. Dans les grands marais, il ne reste que des fragments de la flore muscinale primitive (*Scorpidium scorpinides*, *Campylium*, *Drepanocladus*), *Leucobryum glaucum* et *Dicranum undulatum* fructifient souvent. On trouve, sur l'île, des Mousses alpines, des espèces du S SW et même des méditerranéennes. Gotland représente un avant-poste nordique de la flore montagnarde du centre et du S de l'Europe. Elle forme un pont entre la Scandinavie et les Alpes. Les éléments du S et du N s'y mêlent. — S. J.-A.

**Giovanni (G.).** — Muschi santacatarinensis (*Sellowia*, **9**, p. 87-115, 1958).

Liste des Mousses (86 espèces) récoltées à Sta Catarina. Ordre systématique de BROTHERUS. Synonymie ; localités, stations ; espèces vivant ensemble. Distribution géographique. — S. J.-A.

**Boros (Á.).** — Beiträge zur Moosflora Ungarns und der Ost- und Südkarpathen (*Annal. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung.*, **50**, p. 107-119, Budapest, 1958). En allemand.

Les données de l'A. sont en partie de l'Ouest-Hongrie, principalement d'Orség dans le Vas, et en partie des Sudes-Carpathes dans la Transylvanie. L'A. passe en revue toutes les localités de *Sphagnum* de la Hongrie actuelle et les espèces de *Sphagnum* connues. Parmi les espèces de l'Ouest-Hongrie qu'on peut citer comme intéressantes il faut signaler : *Riccia canaliculata*, *Sphagnum compactum*, *S. fimbriatum* ; parmi celles de la Transylvanie : *Scapania apiculata*, *S. nimorensis*, *S. paludicola*, *Paludella squarrosa*, *Philonotis capillaris*, *Hookeria lucens*, et surtout le *Brotherella lorenziana*. — A. BOROS.

**Reijnders (W. J.).** — De mosseninventarisatie en -kartering van het grote Pinetum van Schovenhorst te Putten (G.) (*Buxbaumia*, **12**, 3-4, p. 53-76, 1958).

Etude des Mousses du « Grand Pinetum » (Schovenhorst à Putten, Gueldres) : abondance des espèces, présence dans des stations spéciales telles que allées et places brûlées, souches des arbres tombés et attaqués par les *Fomes* et *Armillaria*. Au total 78 espèces dont 10 épiphytes. Une souche était couverte de 22 espèces. L'auteur a étudié la population muscinale de 200 souches et a représenté, dans des tableaux, les principaux résultats. Parmi les espèces terrestres, *Buxbaumia aphylla*, *Barbilophozia lycopodioides* et *B. barbata* doivent être citées ; 11 espèces sont classées suivant leur besoin de lumière. Notes sur la distribution et les espèces associées. — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

**Rybnieck (K.).** — Neue Lokalitäten von *Trichophorum alpinum*, *Paludella squarrosa* und *Meesea triquetra* (*Preslia*, **30**, 2, p. 203-207, 1958, Tchécoslovaquie).

L'A. cite deux nouvelles localités pour *Paludella squarrosa* Brid. et une pour *Meesea triquetra* Angstr. aux environs de la ville de Iglava. Les plantes vasculaires et les autres Muscinées qui accompagnent ces espèces sont énumérées. — V. A.

**Schnem (A.).** Vegetationsbild der Laubmoose von Rio Grande do Sul Brasilien (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 208-221).

Quelques remarques géographiques sur le Rio Grande do Sul. Mousses des régions basses (0-300 m. alt.) ; des pentes entre 300 et 600 m. ; des hauts plateaux et des pentes entre 600 et 1.200 m. ; espèces trouvées dans 2 ou 3 de ces niveaux. Les Mousses sont groupées par station (bord des chemins, sol des forêts, pierres, rochers humides, etc.). Énumération des espèces composant l'élément austral-antarctique. Liste des 250 Muscinées récoltées. — S. J.-A.

**Schnem (A.).** Bryologia riograndensis (*An. Botanicos do Herb Barbosa Rodrigues* », An. 5, n° 5, 1953, Santa Catarina, Brasil).

L'A. esquisse l'historique des recherches bryologiques de Rio Grande do Sul attire l'attention sur l'existence des éléments austro-antarctiques parmi les Mousses. Espèces nouvelles pour le Brésil : *Dicranoloma billardii* (Schwaegr.) Par., *Thamnopsis furfurosa* (Hook. et Wils.) Fleisch., *Encalypta ciliata* (Hook. et Wils.) Broth ; 17 espèces sont citées pour la première fois du Rio Grande du Sud. Bibliographie très utile réunissant les travaux concernant la bryologie du Brésil jusqu'à 1953. — V. A.

**Smarda (J.).** Moosgesellschaften der Dolina Selmi Pramenu (Kluby-Tales) in der Bealiner Tatra (*Biologické prace* IV 7, Bratislava, 1958, p. 39-77). En tchèque avec résumé allemand.

Cette étude, résultat d'un travail complexe, contient la description de l'association des plantes d'une des plus intéressantes vallées de la Haute-Tatra, dans des hautes montagnes calcaires. L'ouvrage traite tout particulièrement des coenoses des Lichens et des Mousses. Le *Grimmion tergestinae* est le plus remarquable de tous. L'A. fait une comparaison très exacte entre les coenoses calcaires et les associations des rochers siliceux, surtout celles du granit. — A. Boros.

**Smarda (J.).** — Ergänzung zu den Moosen der Slowakei IV (*Biologické prace* IV /7, Braslislava, 1958, p. 1-35). En tchèque avec résumé allemand.

Ce quatrième rapport contient un riche ensemble de données sur les Mousses de la Slovaquie. La trouvaille la plus remarquable est celle du *Calliergon trifarium* accompagné de *Cuscoscopium nigritum* au pied de la chaîne de Haute-Tatra. Le *Paludella squarrosa* connu jusqu'alors seulement au pied des Tatras, est nouveau pour la Haute-Tatra dans le sens plus strictement géographique. Les données particulièrement intéressantes sont : *Grimmia plagiopodia*, *G. funalis*, *Amphidium lapponicum*, *Molendoa sendtneriana*, *Tortella bambergeri*, *Drepanocladus lycopodioides*, *Scorpidium scorpioides*, *Brachythecium geheebii*, *B. turgidum*, *B. vanckii*, etc. — A. Boros.

**Steere (W. C.).** Bryophyta of arctic America. VII. A collection from the delta region of the Mackenzie river (*The Bryologist*, **61**, n° 3, p. 182-190, 1958).

Les récoltes étudiées ici par l'A., grand connaisseur des Bryophytes nord-américaines réunies par Mr. W. J. Cody comprennent : 14 espèces d'Hépatiques, 5 espèces de *Sphagnum* et 18 espèces de Mousses parmi lesquelles *Mnium andrewsianum* Steere. Intéressantes remarques critiques et bibliographie de 14 ouvrages cités. — V. A.

**Stefureac (Fr.).** — Contribution à la connaissance et la répartition des espèces du genre *Sphagnum* L. dans la bryoflore du pays (*Contribut. botan. Cluj*, p. 93-119, sep., 1958). En roumain avec résumé en français.

L'ouvrage contient un riche ensemble de données nouvelles se rapportant à la répartition des espèces du genre *Sphagnum* L. de la Roumanie. — A. Boros.

**Szepesfalvy (J.).** — Ueber die Verbreitung der Sporen einiger Lebermoose durch Tiere in Mittel-Ungarn (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 230-239).

Exemples de la distribution des spores de quelques Hépatiques par les animaux en Hongrie centrale : *Riccia Frostii* répandu sur les alluvions de la Donau par les oies ; *R. cilifera* par les faisans ; *Oxymitra paleacea* par les lièvres ; *Grimaldia fragrans* et *Clevea hyalina* par les limaces et les fourmis. — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

**Szweykowski (J.).** — The Liverwort Flora of the Tatry Mountains (*Communic. of the Poznan Soc. of friends of science, depart. of math. and natural sc.*, n° 2). En anglais.

Dans le résumé de sa conférence l'A. signale 21 espèces à ajouter aux 102 Hépatiques connues de la Haute-Tatra ; en outre il constate la présence de quelques autres qui étaient douteuses. Parmi les espèces nouvelles pour le Tatra se trouvent : *Microlepidozia trichoclados*, *Solenostoma schufneri*, *Lophozia silvicola*, *Orthocaulis atlanticus*, *Scapania scandica*, *Marsupella sparsifolia*. — A. Boros.

**Szweykowski (J.).** — Contribution to the liverwort flora of the Sudetymts. I. Liverworts collected in the Gory Kaczawskie Mountains (*Poznanskie Towarz. Przyj. Nauk*, Plantae Cryptog., 17, p. 1-57, 1958). En polonais avec résumé anglais et notes latines.

Les Hépatiques les plus intéressantes de ce terrain sont : *Metzgeria simplex*, *Cololejeunea minutissima*, *Calypogeia fissa*, *C. muelleriana*, *Madotheca baueri*, *Lophocolea cuspidata*. Deux tableaux avec les dessins des espèces les plus intéressantes. L'A. analyse les Mousses aussi du point de vue de leur distribution géographique. — A. Boros.

**Szweykowsky (J.).** — *Marsupella sprucei* (Limpr.) Bernet, a new hepatic for Central Europaean Lowland (*Przyroda Polski Zahodniej*, n° 2, p. 149-153, 1958). En polonais, avec résumé anglais.

Trouvé dans la collection de F. Krawiec que l'A. a découvert le *Marsupella sprucei*, dont la localité se trouve en Poméranie. Il en donne le dessin ainsi qu'une carte de sa répartition en Europe. — A. Boros.

**Walther (K.).** — Ueber die Frischerde-Moosgesellschaft der Hainsimsen-Buchenwälder (Luzulo-Fageten) (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 240-244, 1958).

Associations végétales de la terre fraîche des hêtraies à Luzule. Quatorze hêtraies (*Luzulo-Fagetum*) entre 135 et 480 m. alt. Tableau d'association avec degré de fidélité. Importance de *Diphyscium sessile* (discussion sur les stations qu'il occupe) et aussi de *Calypogeia fissa*, *Fissidens bryoides* et *Pogonatum nanoides*. — S. J.-A.

**Whitehouse (E.).** — Additions to the Hepatic Flora of Texas (*Mitt. Thür. Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 231-235, 1958).

Supplément aux listes précédemment établies pour les Hépatiques du Texas. Spécimens récoltés par l'A. et par Dr. McGregor. Espèces nouvelles pour le Texas : 1 Sphaerocarpale, 3 Marchantiales, 26 Jungermanniales, 2 Anthocérotales. La flore du Texas est très semblable à celle de la côte aux flores subtropicales. — S. J.-A.

**Wojterski (T.).** — Nowe stanowisko watrobowca *Chandonanthus setiformis* (Ehrh.) Howe w Tatrach (*Sprawozdan. Pozn. Tow. Nauk*, 3-4, 1957). En polonais.

L'A. a découvert une localité nouvelle de *Ch. s.* sur le versant polonais de Haute-Tatra près de Czarny Staw. — A. Boros.

## *PALÉOBRYOLOGIE*

**Szafran (B.).** — Tortonskie mshy ze starych gliwic, a Slasku (*Monographiae Botanicae*, **VII**, p. 61-68, 3 fig., 2 pl. phot., 1958).

Identification des Mousses fossiles des dépôts tortoniens ; 9 genres cités. Actuellement ces genres vivent dans les régions sub-tropicales et tropicales (ex. *Papillaria*, *Claopodium*, *Erodium*, *Macrothamnium*). Photomicrographie de chaque spécimen. — S. J.-A.

## *SPORES ET POLLENS*

**Erdtman (G.).** — On terminology in pollen and spore morphology. Systematics of to-day (*Uppsala Univ. Arsskr.*, 1958 ; 6. Uppsala, 1958, p. 137-138).

Tableau donnant pour tous les végétaux, la classification des grains de pollen et des spores d'après leur forme et leur mode d'ouverture (schemas). On trouve chez les Muscinées des spores « monolete, trilete, bilate ». — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

## *TÉRATOLOGIE*

**Stefureac (Tr.).** Quelques cas tératologiques chez le sporophyte de quelques espèces de bryophytes (*Biologie, Analele Univ. Bucuresti*, **10**, p. 95-107, 6 fig., 1958). En roumain avec résumé français.

L'A. décrit les cas de synvaginulie et épigonésolénoidie chez *Catoscopium nigritum*, *Philonotis calcarea*, *Grimmia apocarpa*, *G. alpicola*, *Rhacomitrium sudeticum*, *Orthotrichum striatum*, *O. pallens*, ainsi que l'epigonesolénoidie de l'*Encalypta alpina*. — A. Boros.

**Stefureac (Tr.).** — Sur quelques anomalies foliaires chez les Bryophytes et leur interprétation morphogénétique (*Biologie, Analele Univ. Bucuresti*, **10**, p. 79-93, 1958).

L'A. décrit en détail les feuilles anormales de 17 espèces — 2 Hepaticae et 15 Musci — qu'il a trouvées dans les régions alpines et subalpines des Carpathes. Les anomalies foliaires sont classées en groupes suivants : 1. Anomalies foliaires dues à la sessilité ; 2. Anomalies foliaires dues à la fusion de deux feuilles ; 3. Anomalies foliaires avec la ramification des nervures ; 4. Anomalies foliaires représentant des formations secondaires, dues à des traumatismes divers. L'A. propose d'appeler phyllidium les feuilles des Mousses d'après Bower. — A. Boros.

## *HISTORIQUE*

**Zoller (H.).** — A l'occasion du 250e anniversaire de Albrecht von Haller. Quelques remarques sur son œuvre botanique et ses collections (*Bull. Muséum*, 2e sér., **XXX**, 3, p. 305-312, 3 pl. phot., 1958).

Vie de Haller. Notes sur son herbier dont la plus grande partie est conservée au Muséum National (Paris). Mousses, Hépatiques, Lichens, Champignons et Algues constituent huit volumes. Photographie de la feuille d'herbier portant *Bartramia Halleriana*. — S. J.-A.

## *VARIA*

**Fulford (Margaret).** — Recent literature on Mosses (*The Bryologist*, **61**, n° 3, p. 262-265, 1958).

Soixante-sept titres cités concernant les Mousses seulement. — V. A.

**Fulford (Margaret).** — Recent literature on Hepatics (*The Bryologist*, **61**, n° 4, p. 381-384, 1958).

Soixante-huit travaux cités avec les noms des espèces et var. nouvelles. — V. A.

**Koch (Leo Francis).** Musci Japonici Exsiccati, Sr. 12 (N) s 551-600, edit. by Noguchi A. et Hattori S. The Hattori Botan. Labor. 3888 Obi, Nichinan-shi Miyazaki, Japan. June 1957.

Revue et annotations personnelles de l'A.

**Koch (Leo F.).** — Hepaticae et Musci URSS Exsiccati, Decas I-V. Edidit Institutitum Botanicum nomine V. L. Komarovii Akademiae Scientiarum URSS, curavit L.I. Savicz-Ljubitzkaja. Leningrad, 1957 (*The Bryologist*, **61**, n° 4, p. 388, 1958).

Avis élogieux au sujet de cet intéressant exsiccata. — V. A.

## *OUVRAGES GÉNÉRAUX*

**Linnaeus (Carl).** Species plantarum. A facsimile of the first edition, 1753. Volume II with an appendix by J. L. Heller and W. T. Stearn. London, 1959.

A Londres vient d'être publié un fac-similé de la première édition du Species Plantarum de Carl Linné, édition qui parut en 1753. Les p. 1100 à 1158 intéressent les bryologues et les lichénologues. On trouve mention des espèces alors reconnues des genres *Porella*,

Source MNHN, Paris

*Sphagnum*, *Phascum*, *Fontinalis*, *Splachnum*, *Polytrichum*, *Mnium*, *Bryum*, *Hypnum*, *Jungermannia*, *Targionia*, *Marchantia*, *Blasia*, *Riccia*, *Anthoceros*, *Lichen*. Ces sept derniers genres sont classés parmi les « Algæ ». Le genre *Lycopodium* prend place parmi les « Musci ». Le reste de l'ouvrage de LINNÉ concerne Phanérogames, Algues et Champignons. Les illustrations (portraits, armes de LINNÉ, dessins du grand naturaliste, représentation de la *Linnæa borealis*, etc.) font l'objet de précieux commentaires de W. T. STEARN. Quatre publications supplémentaires concernent la méthode, les démonstrations, les genres, les ordres naturels. Tous les botanistes devraient posséder cet ouvrage. S. J.-A.

**Mevius (Dr. Walter).** — Taschenbuch der Botanik. Systematik. Stuttgart, 1958, 195 pp.

Dans cet ouvrage de systématique des végétaux, les p. 67 à 75 concernent les Bryophytes. Généralités, schéma du développement, alternance de génération ; description rapide avec quelques fig. de la classe des Hepaticae (Anthocerotales, Jungermanniales, Marchantiales) et de la classe des Musinées (Sphagnales, Andreaeales, Bryales). — S. J.-A.

**Szweykowski (J.).** — Prodromus florae hepaticarum Poloniae (Poznanskie Towarzistwo Przyjaciol Nauk., **XIX**, Poznan, 1958, p. 1-600). En polonais avec résumé anglais.

C'est une énumération très détaillée de toutes les Hépatiques de la Pologne actuelle. Les genres sont rangés par ordre alphabétique ; la distribution géographique est indiquée pour chacun des districts ; les localités, et les noms de collections sont signalés. C'est une œuvre critique de haute valeur d'un grand nombre de données bibliographiques dispersées jusqu'alors. Il est regrettable que la langue polonaise limite son emploi. Une esquisse de carte géographique facilite beaucoup l'orientation. Le livre est terminé par la liste des ouvrages anciens se rapportant à nos connaissances sur les Hépatiques de la Pologne. A. BOROS.

Source MNHN, Paris

# BIBLIOGRAPHIE LICHÉNOLOGIQUE

**Berner (L.).** — Le peuplement végétal des côtes maritimes (*Mitt. Thuring Bot. Gesellsch.*, **1**, 2-3, p. 268-291, 1955).

Dans cet article traitant de questions assez générales, on trouvera quelques notes sur le comportement des Lichens et des Mousses xérophiles, sur les conditions de vie de quelques Lichens tels que *Xanthoria parietina*, sur la tolérance de certaines espèces au milieu salin. — S. J.-A.

**Culberson (Chicita F.) et Culberson (W. L.).** — Age and chemical constituents of individuals of the lichen *Lasallia papulosa* (Age et chimie des individus du Lichen *L. p.*) (*Lloydia*, **21**, p. 189-192, 2 fig., 1958).

Les substances chimiques produites par des thalles d'âge différent du *L. papulosa* (Ach.) Llano ont été étudiées par la chromatographie sur papier. L'acide gyrophorique est la substance la plus abondante de tous les thalles mais il y a d'autres substances encore inconnues, qui s'élaborent régulièrement dans les thalles les plus jeunes jusqu'aux plus âgés. Les substances chimiques produites par cette espèce offrent donc un caractère qualificatif constant en relation avec la taxinomie. — W. L. C.

**Culberson (W. L.).** — Recent Literature on Lichens-28 (*The Bryologist*, **61**, n° 4, p. 385-388, 1958).

L'A. cite 57 ouvrages parus en énumérant les espèces, variétés et formes nouvelles — V. A.

**Frey (Ed.).** — Die anthropogenen Einflüsse auf die Flechtenflora und vegetation in verschiedenen Gebieten der Schweiz. Ein Beitrag zum Problem der Ausbreitung und Wanderung der Flechten (*Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel* in Zurich, Heft. 33, p. 91-[illegible]). — B. de Lesd.

**Gallé (Laszio).** — Adatokkezthelyes Környéke znzmofloräjaho[illegible] (*Botanikai Kozlemények*, **XLVI**, 3-4, 1956).

Écrit entièrement en hongrois sauf dix lignes en latin où l'A. donne le titre de son étude : Analecta ad florum Lichenum regionis Oppidi Keszthely. L'A. décrit les associations suivantes : *Xanthorietum parietinae, Arthonietum dispersae* ; *Graphidetum scriptae, Lecanoretum carpineae, Lecidetum eleaechromae, Phlyctidilum argenae, Candelarietum concoloris, Parmelietum sulcatae.* Vient ensuite l'énumération des Lichens récoltés. — B. de L.

**Grummann (V. J.). zu G. Lettau** — Flechten aus Mitteleuropa (*Feddes Repertorium*, **61**, 2, p. 172-192, 1. 11, 1958).

52 Nouvelles combinaisons, 4 combinaisons annulées, 38 nouveaux noms, formes et variétés. Descriptions latines des nouvelles espèces de *Diploschistes* décrites par Lettau : *D. albescens, D. cretaceus, D. ochrophanes* et *D. plychochrous*. Noms à supprimer : *Calicium amylocaule* Lettau *C. Schaereri, Lecidea sorediza* Nyl. f. *ochracea* resp. *L. lumida* Mass. f. *ochracea*.

Table alphabétique des Lichens et des parasites de Lichens cités dans tout l'ouvrage. — B. de L.

**† Lettau (G.) et Grummann (V. J.).** — Flechten aus Mitteleuropa. XII (*Feddes Repertorium*, **61**, Heft 1, p. 1-73, 1. VI, 1958).

Caloplacaceae : *Blastenia* Mass. n° 1700 à 1702, *Caloplaca* Th. Fr. nom. cons. n° 1703 à 1770. Sect. 2-*Fulgensia* (Mass. et H. Nol.) Zahlbr., 1771 à 1775. Sect. 3-*Gasparrinia* (Tom) Th. Fr. 1776 à 1793, *Teloschistes* Norm. 1791 à 1796, *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. nom cons. 1797 à 1803. Buelliaceae : *Buellia*, Sect. 1-*Diploicia* Stiz. 1804 à 1817. Sect. 3-*Buellia*

Source MNHN, Paris

1818 à 1856, *Rinodina* (Ach.) S. Gray emend. Mass. Sect. 1-*Rinodina* 1857 à 1901. Sect. 2. *Wainiobiastia* (Mass.) Malme. 1902. Sect. 3-*Placolhallia* (Trev.) Vain. 1903 à 1904.

Ce volume contient les nouvelles combinaisons suivantes : *Buellia carneae* (Bagl.) Lett., *Caloplaca Arnoldiana* (Serv. et Cern.) Serv. et Poelt f. *endocalcina* (Serv. et Cern.) Lett., *C. caespitosa* (Müll. Arg.) Lett., *C. Heppiana* (Mull. Arg.) Steiner var. *dalmatica* (Zahlbr.) Lett., *C. maritima* (B. de Lesd. *in* Zahlbr. Lett., *C. subbracteata* (Nyl.) Lett. Comme dans le n° suivant XIV, ce volume ne contient pas seulement une simple liste de Lichens ; beaucoup d'entre eux sont accompagnés de longues notes et à l'occasion des synonymes qui leur sont propres. — B. DE LESD.

†**Lettau (G.).** — Flechten aus Mitteleuropa (*Feddes Repertorium*, **61**, Heft 2, p. 105-171, I-II, 1958).

Physciaceae : *Anaptychia* Krb. n° 1905 à 1910, *Physcia* Ach. emend Vain. 1911 à 1949 inclus ; du n° 1945 *P. ascendens* Oliv. emend. Bitt. l'A. pense que la f. *distracta* Lett. et la f. *subbreviata* ne sont que des formes dégénérées du type ce qui est bien probable. N° 1950 *Ph. endococcina* (Krb.) Th. Fr = *lithotodes* Nyl. On voit d'après les descriptions de l'A. qui a consulté les diverses monographies parues avant lui, que le classement et l'interprétation des *Physcia* est parfois encore assez vague.

*Lyronora* (Fr.) Nyl. n° 1950 une seule espèce *Ph. endochrysoides* (Nyl.) Deg., originaire des Carpathes. *Lepraria* Ach. syn. *Crocynia* n° 1951 à 1960. Dans cette dernière partie du n° XIV publiée comme les cinq précédentes par le Dr Vitus GRUMMAN d'après les notes posthumes de l'A., on trouve une étude des parasites de Lichens et un certain nombre de nouvelles combinaisons. Le *Didymosphaeria geminella* nov. sp. de Lettau est décrit au n° 89 des parasites de Lichens. — B. DE L.

**Lounamaa (J.).** — Trace elements in plants growing wild on different rocks in Finland. A semi-quantitative spectographic survey (*Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn.* « Vanamo », **29**, n° 4, p. 1-196, 1956).

Dans cette étude l'A. fait l'analyse, chez 16 Lichens (p. 60-68) et 9 Mousses (p. 18-73 et 79) saxicoles de Finlande, des microéléments (« trace elements ») suivants : bore, chrome, manganèse, cobalt, nickel, cuivre, zinc, gallium, yttrium, zirconium, molybdène, argent, cadmium, étain et plomb. Tous ces éléments se trouvent dans les deux groupes mais pas chez toutes les espèces. Parmi les plantes étudiées (cryptogames et phanérogames), les Lichens sont uniques à cause de leurs quantités basses en bore et du manganèse et de leurs quantités élevées du zinc, cadmium, étain et plomb. La répartition des microéléments chez les Mousses est semblable à celle des phanérogames mais, vis-à-vis des Lichens, leur quantité élevée de manganèse est remarquable. — W. L. CULBERSON.

**Hale (Mason E., Jr.).** — The status of *Usnea diplotypus* in North America (*The Bryologist*, **61**, n° 3, p. 247-248, 1958).

D'après les recherches de l'A., *U. diplotypus* provenant de l'Amérique du N. est différent des exemplaires européens. Il est préférable de s'en tenir au nom de *U. subfusca* Stirt. suivant la détermination de MOTYKA spécialiste du genre *Usnea*. — V. A.

**Herre (A. W. C. T.).** — New records of Phillipine and other tropical Pacific Lichens with descriptions of five new species (*Philipp. J. Sc.*, **86** (1), p. 13-35, 1957).

**Klement (O.).** — Die Stellung der Flechten in der Pflanzensociologie (*Vegetatio*, **8** (1), p. 43-56, 1958).

**Krause (W.) et Klement (O.).** — Zur Kentnis der Flora und Vegetation auf Serpentineslandorten des Balkans. III. Felsflechten-Gesellschaften im Gustovic-Gebiet (Bosnien) und Zlatibor-Gebirge (Serbien) (*Vegetatio*, **8** (1), p. 1-19, 1958).

**Kurokawa (Syo).** — Notulae miscellaneae Lichenum japonicorum (4) (*The Journ. of Japanese Bot.*, **33**, n° 4, 1958, Tokyo).

Notes et clefs des *Parmeliella* du Japon, 4 pp.

*P. fuscea* (Hue) Kurokawa ; *Placynthium* Hue : *P. microphyllum* (Sw.) Müll. Arg. ; *Lecidea microphylla* Sw. ; *P. adglutinata* Asahina ; *Parmeliella microphylla* (non Tuck) Hue ; *Parmeliella stenophylla* Zahlb. ; *P. incisa* Müll. Arg. ; *P. microphylla brunescens* Zahlb., *Pannaria japonica* Räs. ; *P. subincisa* Zahlb. ; *Pannaria microphylla* Del. ; *P. incisa* (non Müll. Arg.) Kurokawa ; *P. nigrocincta* (Monl.) Müll. Arg. ; *Parmelia nigrocincta* Mont., *Pannaria nigromarginata* Furk. f. *isidiosa* Kurokawa f. nov., *P. nigrocinerea* (Nyl.) Vain. cor. *Asthinae* Räs. — B. DE L.

Source MNHN, Paris

**Kurokawa (Syo).** — Notulae miscellaneae Lichenum japonicarum (5) 5 pp. (*The Journ. of Japanese Bot.*, 33, n° 7, 1958).

Présence du *Pannaria mariana* (Fr.) Müll. Arg. var. *isidioides* Müll. Arg. au Japon, *Leptogium Menziesii* (Sm) Mont. var. *dissectum* Zahlbr. f. *spathulatum* Kurokawa f. nov. ; *Porina subrubrosphaera* Kurokawa ad folia *Thujopsis dolabratae* var. *Hondae* (dessin d'une coupe de l'apothécie et d'une thèque avec des spores). *Porina corruscans* (Rehm.) Santesson ad folia *Thujopsis delabratae*, dessin d'une coupe de l'apothécie et d'une thèque avec des spores. — B. DE L.

**Kurokawa (Syo).** — Lichens of Simokita Peninsula collected by U. Faurie (*Research Institute for Natural resources* 4-100 Hyakunin-cho Shinjuku-ku, mars 1958).

Simple liste de 54 Lichens récoltés par U. FAURIE.

**Mans Gerstenmus (H. A.).** — Notes on Dutch Lichens (*Blumea*, Suppl. IV (H. J. Lam. Jubilea Vol.) 2X, p. 1-10, 1958).

L'A. cite un certain nombre de Lichens dont il donne le plus souvent la description avec celle d'autres auteurs ; les localités sont indiquées avec correction des espèces mal déterminées. — B. DE L.

**Motyka (J.).** — *Alectoria tortuosa* Merrill in Carpatis Orientalibus inventa (titre en latin et en polonais) (*Fragmenta Floristica et Geobotanica*, Ann. III, Pars 2 Krakow, p. 201-203, 1958).

Description de cet *Alectoria* qui est nouveau pour l'Europe. — B. DE L.

**Motyka (J.).** — Lichenum genus Alectoria Ach subgenus Bryopogon (Link) Th. Fr. in Europa media (descriptiones specierum p. 205-231). (*Fragmenta Floristica et Geobotanica*, Ann. III, Pars 2. Krakow, p. 201-203, 1958).

Les pages 205 à 210 sont consacrées à des discussions générales sur les *Alectoria*.

Sont longuement décrits : Stirps *Alectoriae implexae-Alectoria implexa* (Hoffm.) Nyl. *A. capillaris* (Ach.) Crombie ; *A. Haynaldii* Gyel. ; *A. cana* (Ach.) Leight. ; *A. subcana* (Nyl.) Gyel. ; *A. setacea* (Ach.) Mot. ; *A. subprolixa* (Nyl.) Mot. Stirps Alectoriae fuscescentis. *A. fuscescens* Gyel. ; *A. positiva* (Gyel.) Mot. nov. comb.

Stirps Alectoriae Jubatae — *A. Catharinae* Räsänen ; *A. jubata* (L.) Ach. emend. Mot. ; *A. prolixa* (Ach.) Nyl. ; *A. lanestris* (Ach.) Gyel. ; *A. chalybeiformis* (L.) Röhl : *A. Trangiana* Gyel. ; *A. intricans* (Vainio) Mot. n. sp. L'ouvrage se termine par : Specierum ad subgenus *Bryopogon* pertinentium adhuc in Europa inventarum clavis analytica (19 espèces). — B. DE L.

**Motyka (J.).** — Revisio specierum varietatum et formarum generis *Alectoria* a V. Gyelnik descriptarum vel tractarum ex Europa et Asia Boreali provenientium p. 187-200 (*Fragmenta Floristica et Geobotanica*, Ann. III, Pars 2. Krakow, p. 201-203, 1958).

Très longue dissertation de toutes ces nombreuses espèces variétés et formes. Il ne reste d'après l'A. de tout ce mélange que 5 espèces : *A. fuscescens* Gyel. ; *A. Nadvornikiana* Gyel. = (Bryopogon altaicus Gyel.) ; *A. Haynaldi* Gyel. ; *A. positiva* (Gyel.) Mot. ; *A. Trangiana* Gyel. — B. DE L.

**Poelt (J.).** — Die Lobaten Arten Der Flechtengatlung *Lecanora* Ach sensu ampl. In Der Holarktis p. 411-589 (*Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung*. München, Heft 19-20, 1958).

Cette monographie, qui a demandé à l'A. de nombreuses recherches dans les grands herbiers et dans ceux plus modestes des particuliers, rendra de grands services aux lichénologues, qui auront maintenant un guide ; pour la détermination de ces espèces dont certaines étaient pourvues de synonymes nombreux et si variés qu'il est parfois bien difficile de trouver le nom qu'il fallait adopter.

Les figures des Lichens reproduites dans diverses planches intercalées dans le texte, sont d'une telle exactitude, que l'on pourra arriver à nommer des espèces encore indéterminées, rien qu'en les comparant avec elles.

Toutes les nouvelles espèces, les sections, les sous-sections et les genres sont longuement décrits en latin.

Dans le texte, p. 418, fig. 8, dessins d'une coupe du thalle de *Lecanora accumulata* Magn. ; p. 120, une planche de dessins ; coupe du thalle, fig. 9 : *Squamarina* ; fig. 10 : *Lecanora muralis* ; fig. 11 : *Lecanora Garovaglii* ; fig. 12 : *Lecanora rubina*.

Source MNHN, Paris

[illegible]hes doubles p. 115, fig. 1 : *Lecanora* (Aspicilia) *supertegens* (Arn.) Magn., fig. 2 : *Sp[illegible]alia lestudinea* (Ach.) Mass. ; fig. 3 : *Lacanora concolor* Ram. ; p. 418, fig. 4 : *Leca[illegible]onlis* (Schreb.) Rabenh. ; fig. 5 : *Squamarina crassa* (Huds.) Poelt ; fig. 6 : *Lecanora [illegible]olii* (Korb.) Zahlbr. ; fig. 7 : *Lecanora rubina* (Vill.) Ach.

[illegible]he simple, p. 142, fig. 13 : *Candelariella senior*, Poelt nov. sp., fig. 14 : *Candelariella* [illegible] Poelt nov. sp., fig. 15 : *Lecanora chloropthalma* Poelt et Tomin., fig. 16 : *Lecanora* [illegible]ll nov sp. ; p. 472, planche simple, fig. 17 : *Lecanora usbarica* Poelt nov. sp. ; fig. [illegible] *Lecanora cerebellina* Poelt nov sp. ; fig. 19 : *Lecanora phurdrophthalma* Poelt nov. [illegible] ; planche simple p. 486, fig. 20 : *Lecanora hieroglyphica* Poelt nov sp. ; fig. 21 : *Lecan[illegible]a diaholi* Frey et Poelt nov. sp. ; fig. 22 : *Squamarina tegelii* Poelt nov. sp. ; plan[illegible] simple p. 531, fig. 23 : *Squamarina magnussonii* Frey et Poelt nov. sp; fig. 24 : *Squa[illegible]arina provincialis* Clauzade et Poelt nov. sp. ; fig. 25 : *Squamarina concrescens* (Mu[illegible] Arg.) Poelt ; planche simple, fig. 26 : *Syuamarina nivalis* Frey et Poelt nov. sp. ; fig. 2[illegible]. *Squamarina stella-petrea* Poelt nov. sp.

Les chapitres concernant la morphologie, l'anatomie, l'écologie, la géographie sont illus[illegible]és de nombreuses planches. Un tableau est dressé pour les sections avec énumération des [illegible]pèces comprises dans chacune d'elles. Les espèces incertaines ou insuffisamment [illegible]nues sont signalées. L'ouvrage se termine par une clé de toutes les espèces décrites dans [illegible] remarquable travail. — B. DE L.

**Reichert (I.) et Galun (M.).** — Some Lichens on Olive trees in Israel (*Bull. of the Research Council*, vol. 6D, n° 4, p. 237-244, 1958).

Les [illegible]A. signalent 19 espèces et variétés croissant sur les troncs d'Oliviers provenant [illegible] diverses provinces et à diverses altitudes en Israël. Six espèces ou variétés signées de l'[illegible] Aut[illegible] sont nouvelles pour la science : *Lecanora oleae*, *Lecanora hagenii* Ach. var. *inspersa*, *Caloplaca esdraelonensis*, *Rinodina magnussoniana*, *Rinodina carmeli*, *Physcia leptulea* (Ach.) DR var. *granulosa*. Diagnoses latines et descriptions très détaillées accompagnées de 2[illegible] figures. Des études ultérieures mettront, sans doute, en évidence des associations [illegible] relations avec des conditions écologiques différentes. — V. A.

**Tobolewski (Zygmunt).** — Porosty Pienin (*Poznanskie Towarzystwo Przyjaciol Nauk*. (Plantae Cryptogamae). *The Poznan Society of Friends of Science Department of Mathematical and Natural Sciences*. Section of Biol[illegible], **XVII**, p. 1-124, 1 carte dans le texte.

Subdivision du Pieniny (carte 2, sa division géographique).

A la fin du volume une grande carte de toute la région du Pieniny. Dans le texte huit photos de montagnes couvertes de forêts denses. Hors texte photos : pl. 1, fig. 1. *Ope[illegible]grapha Mougeotii* Mass., fig. 2. *Pterygium filiforme* (Carovag) A. L. Smith. Pl. 2, fig. 3. *Pyr[illegible] athroocarpa* Ach., fig. 4. *Lecidea verticosa* (Flk.) Kbr. Pl. 3, fig. 5. *Lecidea* (Psora) *testa[illegible]* Hoffm.) Ach. ; fig. 6. *Lecidea* (Psora) *receptaria* Nyl., Pl. 4, fig. 7. *Acarospora cerro[illegible]* Mass., fig. 8. *Lecanora* (Asp.) *hoffmanii* Möll. Arg. Pl. 5, fig. 9. *Lecanora* (Asp.) *cand[illegible]* (Hoffm.) Krplh. ; fig. 10. *Lecanora crenulata* (Dicks) Ach., Pl. 6, *Lecanora subcarnea* Nyl. ; fig. 11, fig. 12. *Lecanora atra* (Huds.) Ach. Pl. 7, fig. 13. *Lecanora* (Plac.) *pra[illegible]a* Chaub. ; fig. 11. *Lecanora* (Plac.) *renteri* Schaer, Pl. 8, fig. 15. *Lecanora* (Plac.) *bolcana* (Web.) Ach. ; fig. 16. *Physicia trihacia* (Ach.) Nyl.

Dans le texte deux cartes, le n° 1 représente la situation des montagnes du Pieniny, le n° 2 sa division géographique.

Le tableau avec comparaison de la flore lichénique calcicole du sud de la Pologne [illegible] celle des Tatry Bielskie de la Tchécoslovaquie.

Abréviations. — Ass. à *Lecanora Renteri*, *L. pruinosa*. — Ass. à *Lecanactis abietinamari*. — Ass. à *Lecidea leslacea*. — Ass. à *Gyalectetum jenensis*. — Ass. à *Caloplaca decipiens*.

Enumération des Lichens par genres avec l'altitude, et souvent des descriptions plus ou moins longues, une clef pour les *Bulecanora*, et une autre pour les *Encaloplaca*.

Une analyse de l'ouvrage en anglais : The Lichen flora in the Pienny termine le volume qui [illegible]crit en polonais. — B. DE L.

## *EXSICCATA*

**Elsowski (S.).** — Bryotheca Polonica, Fasc. XXXIII, n° 851-875. Poznan, 1958. Musci silvae primitivae Puszcza Bialowieska (Pall. Bialystok).

Ce fascicule comprend : *Schistostega osmundacea* (Dicks.) Mohr ; *Bryum elegans* Nees ; *Rhodobryum roseum* Limpr. ; *Mnium medium* Br. eur., c. sp. ; *M. affine* c. sp. ; *Ulota crispula* Bruch, c. sp. ; *Antitrichia curtipendula* (Hedw.) Brid. ; *Neckera pennata* (L.) Hedw. c. sp. ; *N. complanata* (L.) Hüben. ; *Homalia trichomanoides* (Schreb.) Br. eur., c. sp. ; *Anomodon longifolius* (Schleich.) Bruch ; *A. attenuatus* (Schreb.) Hüben. ; *A. viticu-*

Source MNHN, Paris

*losus* (L.) Hook. et Tayl., c. sp. ; *Brachythecium velutinum* (L.) Br. eur., c. sp. ; *B. curtum* Lindb., c. sp. ; *Eurhynchium strigosum* (Hoffm.) Br. eur., c. sp. ; *Dolichotheca silesiaca* (Seliger) Fleisch., c. sp. ; *Heterophyllium haldanianum* (Grv.) Kindb., c. sp. ; *Platygirium repens* (Brid.) Br. eur., c. sp. ; *Hypnum imponens* Hedw., c. sp. ; *H. fertile* Sendtn. c. sp. ; *H. cupressiforme* L. var. *filiforme* Brid. ; *H. cupressiforme* L. var. *uncinatulum* Br. eur. partim c. sp.

**Lisowski** (S.). — Bryotheca Polonica, Fasc. XXXIV, n° 876-900. Poznan, 1958. Musci Pomeraniae orientalis.

Espèces figurées : *Polytrichum gracile* Smith, c. sp. ; *P. strictum* Banks c. sp. ; *P. juniperinum* Willd., c. sp. ; *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. var. *maximum* Schlieph., partim c. sp. ; *D. majus* Smith, c. sp. ; *Bryum neodamense* Itzig. ; *B. ventricosum* Dicks. ; *Mnium cuspidatoides* (Blytt) Huebn. ; *M. medium* Br. eur., c. spor. ; *M. Seligeri* Jur. ; *M. rugicum* Laurer ; *Cinclidium stygium* Sw. ; *Meesea triquetra* (L.) Aongstr. ; *Paludella squarrosa* (L.) Brid. ; *Neckera pennata* (L.) Hedw., c. sp. ; *Anomodon longifolius* (Schl.) Bruch *Helodium lanatum* (Störm.) Broth. partim c. sp. ; *Amblystegiella subtilis* (Hedw.) Loesk. c. sp. ; *Amblystegium riparium* (L.) Br. eur. partim c. sp. ; *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., c. sp. ; *Calliergon trifarium* Kindb. ; *Camptothecium nitens* (Schreb.) Schpr. ; *Heterophyllium haldanianum* (Grv.) Kindb., c. sp.

**Tavares** (C. N.). — Lichenes Lusitaniae selecti exsiccati, edit. ab Inst. Botan. Univers. Olisoponensis. Fasc. V, 1958.

N° 101 : *Phaeographis Lyellii* (Sm.) Zahlbr. ; N° 102 : *Chiodecton myrticola* Fée ; N° 103 : *Roccella canariensis* Darb. em. Vain. ; N° 104 : *Dimerella diluta* (Pers.) Trev. ; N° 105 : *Koerberia orthospora* Coudere ; N° 106 : *Peltigera canina* (L.) Wild. ; N° 107 : *Peltigera praetextata* (Flk.) Vain. ; N° 108 : *Lecidea quernea* Ach. ; N° 109 : *Catillaria leucoplaca* (DC.) Mass. ; N° 110 : *Acarospora epithallina* H. Magn. ; N° 111 : *Acarospora reagens* Zahlbr. ; N° 112 : *Acarospora Schleicheri* (Ach.) Mass. ; N° 113 : *Lecanora lisbonensis* Samp. ; N° 114 : *Lecania spadicea* (Fw.) Zahlbr. var. *Gennarii* (Bagl.) Zahlbr. ; N° 115 : *Solenopsora holophaea* (Mont.) Samp. ; N° 116 : *Haematomma leprarioides* (Vain.) Vain. ; N° 117 : *Parmelia crinita* Ach. ; N° 118 : *P. reticulata* Tayl. ; N° 119 : *Ramalina calicaris* (L.) Fr. ; N° 120 : *R. canariensis* Stur. ; N° 121 : *R. lusitanica* H. Magn. ; N° 122 : *R. portuensis* Samp. ; N° 123 : *R. siliquosa* (Huds.) A. L. Sm. ; N° 124 : *Caloplaca conglomerata* (Bagl.) Jatta ; N° 125 : *Xanthoria candelaria* (L.) Arn.

Source MNHN, Paris

# Liste des Bryologues et des Lichénologues.

## Additions et rectifications

Barkman (J. J.). Biologisch Station, Kampsweg 29, Wijster (Dr.), Pays-Bas.

Bonnet (Ernest). Prof. au Lycée Fauriel, St-Etienne (Loire), France.

Cavalier (A.). 11, Avenue Aimé Martin, Nice (A.-M.), France.

Contet (Maurice). Prof. de Collège, 23, Rue du Jura, Champagnole (Jura), France.

Debon (Dr. E.). 38, Boulevard d'Alsace, Cannes (A.-M.), France.

Frey (Ed. Dr.). Gartenfeldstrasse, Münchenbuchsee/BE, Suisse.

Ganguleo (H. C.). Assistant Professor of Botany, Presidency College, Calcutta, 12 India, Inde.

Inoue (Hisroshi). — Botanical Institute, Faculty of Science, Tokyo University of Education, Koishikawa, Tokyo, Japan.

Iwatsuki (Zennoske). — The Hattori Botan. Laborat., Obi, Nichinan, Miyazaki, Pr. Japon.

Kuc (Marian). — Instytut Botaniki P.A.N., Pracownia Briologiczna, Ul. Lubicz, 46 II pp., Krakow, Pologne.

Labbe (A.). Institut de Botanique, 9, Rue Bir-Hakeim, Grenoble (Isère), France.

Melnichuk (W. M.). Mus. Hist. Nat. Acad. Sc. d'Ukraine, 18, Rue Teatralna, Lvov, URSS.

Mizuschimo (U.). — 6464, Adzumacho, Fuchu, Tokyo, Japon.

Poes (T.). — Botan. Abteil. des Ung. Nationalmuseums, Budapest, XIV, V. osliget, Vajdahunyad-var.

Purseil (R. A.). — The University of Tennessee, Knoxville, Tenn., U.S.A.

Robinson (Harold). Department of Botany, Duke University, Durham, North Carolina, U.S.A., Etats-Unis.

Vajda (Laszlo). — Magyar Nemzeti Museum, Termeszetudomanyi Mazeum, Novenytar, Budapest XIV, Hongrie.

Wetmore (Clifford M.). — Dept. of Botany and Plant Pathology, Michigan State University, East Lansing, Mich., U.S.A.

Source MNHN, Paris

Source MNHN, Pari

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

# REVUE BRYOLOGIQUE ET LICHÉNOLOGIQUE

**Fondée par T. HUSNOT en 1874**

Directeur : Mme P. ALLORGE

NOUVELLE SÉRIE

TOME VINGT-HUITIÈME. — FASC. 3-4

PARIS

Laboratoire de Cryptogamie

Muséum National d'Histoire Naturelle

Rue de Buffon, 12

1959

*Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique*

**Publication trimestrielle.**

# SOMMAIRE


R. Potier de la Varde. — Contribution à la flore bryologique africaine (13e article) . . . . . 271

Margaret Fulford and Jane Taylor. — Terminal Branching in *Lepidozia granatensis* Gottsche . . . . . 276

Ruth Shornherst Breen and Ronald A. Pursell. — The genus *Splachnobryum* in the United States, Mexico, Central America and the Caribbean . . . . . 280

H. Castle. — A revision of the genus *Radula*. Part. II. Subgenus. *Acroradula*. Section 1. *Marginatae* . . . . . 290

Gabriela G. Hässel de Menéndez. — Sobre el Hallazgo del género *Riella* en Sudamérica . . . . . 297

S. Jovet-Ast (Mme) et P. Tixier. — Mousses récoltées au Vietnam, dans la province de Thuyen-Duc (Monts Lang-Bian et environs de Dalat) . . . . . 300

F. Jelenc. — Les Bryophytes nord-africains. V. Les Neckeraceae. . 308

Martin Bopp. — Neue Gesichtspunkte zum Problem der Protonemadifferenzierung . . . . . 319

H. Gams. — Remarques sur les affinités entre les Mousses primitives 326

L. I. Savicz-Ljubitzkaja and I. I. Abramov. — The Geological Annals of Bryophyta . . . . . 330

Riclef Grolle. — *Lophozia* (Massula) *patagonica* Herzog und Grolle n. sp. . . . . 343

Riclef Grolle. — Ueber *Herpocladium fissum* Mitt. Ein Nachtrag zu « Was ist *Pachyglossa* » . . . . . 346

Sr. Grom. — Quelques autres Bryophytes nouveaux pour la Yougoslavie et la Slovénie . . . . . 351

Eustace W. Jones. — *Lophozia Perssonii* Buch and S. Arnell in the Jura. . . . . 353

H. des Abbayes. — L'aire géographique de *Cladonia mediterranea* Duv. et des Abb. (Lichens) et son écologie d'après de nouvelles observations . . . . . 355

Dr Bouly de Lesdain. — Quelques nouveaux Lichens . . . . . 359

G. Clausade et Y. Rondon. — Aperçu sur la végétation alpine dans la région du Lautaret et du Galibier. . . . . 361

Nécrologie :

Professeur István Györffy (1880-1959) par A. Bonos . . . . . 400

Georges Bimont (1873-1958) par V. Allorge. . . . . 409

Annonces de décès . . . . . 410

Informations . . . . . 411

Bibliographie bryologique . . . . . 414

Bibliographie lichénologique . . . . . 432

Espèces et variétés nouvelles . . . . . 439

Table du Tome XXVIII. . . . . 440


Avis. — Les Auteurs sont priés d'adresser à Madame V. Allorge deux exemplaires de leurs tirages à part pour la Bibliothèque du Laboratoire de Cryptogamie.

Source MNHN Paris

# REVUE BRYOLOGIQUE ET LICHÉNOLOGIQUE

Fondée par T. HUSNOT en 1874

Directeur : Mme P. ALLORGE

NOUVELLE SÉRIE

TOME VINGT-HUITIÈME. — FASC. 3-4

PARIS

Laboratoire de Cryptogamie

Muséum National d'Histoire Naturelle

Rue de Buffon, 12

1959

Publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

Source MNHN, Paris

Source MNHN, Paris

Tome XXVIII, Fasc. 3-4 82e Année 1959 Nouvelle Série

# Revue Bryologique et Lichénologique

Fondée par T. Husnot en 1874

**Directeur : Mme Pierre ALLORGE**

*Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique*

## Contribution à la flore bryologique africaine (13e article) (1)

par R. Potier de la Varde

### XXXI. PROVINCE DU CAP

Cette note est un complément au paragraphe XXV consacré aux recoltes du Dr Sigfrid Arnell. Pour ne pas l'allonger outre mesure, ne seront pas citées, quoique parfois nombreuses, les nouvelles localités des espèces précédemment mentionnées dans ce paragraphe, à moins qu'elles présentent un intérêt spécial.

*Sphagnum capense* Horns. emend. Garside. Peninsula, Constantia slopes, S. Arnell, n° 341. Steebras River, S. Arnell., n° 693. Table mountain south side, S. Arnell., 970, 981. Id. above the water reservoirs, Arnell., 981. The Apostels Kastel Pont, S. Arnell, n° 1099, 1032, 1033. The Thwelve Aposteels, S. Arnell, 1101.

*Sphagnum truncatum* Horns. emend. Garside. The Apostels above Kasteel Port, S. Arnell, n° 1003, 1026. Knysna, Parkes station, S. Arnell, 1591. Knysna, Deepwall Forest, S. Arnell, 1593. Id. Goma river, near Lily Vlei, Arnell, n° 1706, 1743, 1776. Id. ½ mile south Deepwall Forest station, Arnell, n° 1858.

(1) **XVIII**, p. 11-105 ; **XX**, p. 1-243 ; **XXII**, p. 6 ; **XXIII**, p. 256 ; **XXIV**, p. 29 ; **XXV**, p. 213 ; **XXVI**, p. 1 ; **XXVII**, p. 1-139 ; **XXVIII**, p. 203.



Source MNHN, Paris

*Ceratodon purpureus* (L.) Brid. var. *Xanthopus* Sull. Table mountain, the top. S. Arnell, n° 1227, 1231. Georges, Outenize Pass, S. Arnell, n° 1103, 1112, 1120.

*Aongstroemia subcompressa* Hampe. Table mountain, Orange Kloof Forest Department, Arnell, n° 2206. Forme typique differente de la variété *sabuletorum* decrite t. XXVII.

*Campylopus chlorophyllosus* (C. M.) Jaeg; forma *pilifera* Dixon. Devils Peak, S. Arnell, n° 2212.

*Campylopus introflexus* (Hedw.) Mitt. Georges, Outenize Pass, Arnell, n° 1404, 1115, 1418, 1421 a. Knysna : ½ mile south Deepwall Forest station, Arnell, 1853, 1865.

*Campylopus MacLeanus* Rehm. Bettys Bay, S. Arnell, n° 680 Forme basse n'ayant pas atteint son complet developpement.

*Campylopus bartramiaceus* (C. M.) Ther. Peninsula, Cave Peak, S. Arnell, n° 625.

*Campylopus perpusillus* Mitt. Peninsula, Bakoven. Arnell n° 866 pp.

*Campylopus stenopelma* (C. M.) Rehm. Knysna, Deepwall Forest. S. Arnell, n° 1558. Knysna, Parkes station, S. Arnell, n° 1178, 1631

*Campylopus chlorotrichus* (C. M.) Rehm. Knysna, Deepwall Forest, S. Arnell, n° 1621. Knysna, ½ mile south Deepwall Station. S. Arnell, n° 1864.

*Dicranoloma Billardieri* Schwgr. Table mountain, south side, S. Arnell, n° 995, 998, 1010, 1021. Table mountain top, S. Arnell n° 810.

*Leucoloma Rehmanni* C. M. Knysna, Goma Forest near Lily Vlei, S. Arnell, n° 1733. Knysna, ½ mile south Deepwall Forest station. S. Arnell, n° 1869. Knysna Deepwall Forest reserve, S. Arnell, n° 1955.

*Leucobryum perfalcatum* Sim. Knysna, Deepwall Forest reserve. S. Arnell, n° 1519, 1603, 1919.

*Syrrhopodon uncinifolius* C. M. Knysna, Buffels Neck; Arnell n° 1515. Determination douteuse : les feuilles ne sont pas exactement ondulées mais tortillees.

*Hypodontium pomiforme* C. M. Peninsula, Constantia slopes. Arnell n° 396. Steenbras River, Arnell, 703 p. Table mountain, south side. S. Arnell, n° 1001, 1006. Knysna, Deepwal Forest, S. Arnell, n° 1507. 1535. Knysna, Parkes station, S. Arnell, n° 1618.

*Trichostomum brachydontium* Bruch. — Lions Head, S. Arnell, n° 3 pp Montagu Bath Klouf, S. Arnell, n° 751. Knysna, Garden of Eden. S. Arnell, n° 2017. Knysna, The Heads, Arnell, n° 2018.

*Tortella caespitosa* Limpr. George, Wilderness, S. Arnell, n° 1315.

*Tortula papillosa* Wils. Knysna peak, S. Arnell, n° 1160.

Source MNHN, Paris

*Orthodontium subsymmetricum* (C. M.) Dix. Knysna, ½ mile south Deepwal forest station, S. ARNELL, n° 1816.

*Orthodontium brevinerviatum* (C. M.) Broth. Kirstenbosch, Skeleton gorge, S. ARNELL, n° 525.

*Pohlia commia rampestris* Bruch. Montagu, Bath Kloof caves, ca. 1000 ft. S. ARNELL, n° 705. Montagu, Coymans Kloof, S. ARNELL, n° 801.

*Pohlia commia pulvinata* (L.) Sm. Cape Town, Kloof Nek, S. ARNELL, n° 13. Lions Head above Clifton, S. ARNELL, n° 185. Montagu, Bath Kloof, S. ARNELL, n° 716.

*Pohlia leptocomitrium rurystomum* (Nees) Schiffn. Montagu, Coymans Kloof, S. ARNELL, n° 780.

*Pohlia leptocomitrium afriranum* (C. M.) Broth. Montagu, Bath Kloof, S. ARNELL, n° 748, 757.

*Racomitrium hygrometrum* (L.) Sibth. Lions Head, near Round House, S. ARNELL, n° 250. Peninsula between Cave peak and Trappies Kop, S. ARNELL, n° 631. Montagu, Bath Kloof, S. ARNELL, n° 729. Montagu, Kloof, Kloof, S. ARNELL, n° 821, 827.

*Racomitrium Beyrichii* (Hornsch.) Broth. var. *breviseta* P. de la V. (var. nov.). *A typico forma recedit : brevioribus setis* (8 pro 10 mm.) *atque superioribus diis in armine distinctus est.*

Lions Head, between Kloof Nek and Round House, S. ARNELL, n° 290. Table Mountain, Bishopscourt, ARNELL, n° 121.

*Racomitrium microcarpum* (C. M.) Broth. Peninsula, Vlakenberg, S. ARNELL, n° 11, 117. Above Bakoven, S. ARNELL, n° 932. Knysna, Deepwall forest reserve, ARNELL, n° 1551.

*Rhabdoweisia crispata* (Dicks.) Lindb. var. *longiseta* P. de la V. (var. nov.). *Habitu fere forma multo longioribus setis, usque ad* 35 mm. *ultis pro* 20 mm. *distinguitur.*

George, Outeniqua Pass, en très petite quantité parmi *Campylopus brevifolius* (C. M.) Jaeg.

Dans sa monographie du genre *Orthodontium*, W. MÜLLER qui mentionne déjà la localité de George pour *O. lineare* subsp. *linearis* indique (comparaison de quelques taxa p. 30) le chiffre de 26 mm. comme maximum de longueur des pédicelles de *rohrstrichum* !

*Rhacopilum tomentosum* Hedw. Georges, Outeniqua Pass, S. ARNELL, n° 1411.

*Rhachymenium pulchrum* Hook. Knysna, Deepwal Forest on *Orotrachelia*. Associé à *Schlotheimia perrupsilata* et à *Macromitrium lenue*. S. ARNELL, n° 1583.

*Rhacopilum alpinum* Hnds. var. *rutile* Husn. Knysna, ARNELL, n° 1162, 1172

*Rhacopilum argenteum* L. var. *lanatum* B. E. Lions Head, S. ARNELL, n° 304. Montagu, Kein Kloof, ARNELL, n° 828. Peninsula, Chapmans Peak, S. ARNELL, n° 1112.

Source MNHN, Paris

*Bryum canariense* Brid. — Lions Head, between Kloof Nek and Round House, ARNELL, n° 197. Id. Clifton, ARNELL, n° 199. Peninsula, Round House, S. ARNELL, n° 226, 231. Montagu, Coymans Kloof, ARNELL, n° 767.

*Bryum Mundii* C. M. — Peninsula, Bakoven. ARNELL, n° 915.

*Bryum rigidicuspis* Dixon. — Bettys Bay. ARNELL, n° 680. Knysna, Leisure Island. ARNELL, n° 2036.

Déjà signalé dans le 10e article (p. 6) à Lions Head, mais cette récolte peu abondante était stérile, tandis que les deux qui sont mentionnées ici sont très copieuses et fructifiées.

*Bryum torquescens* Br. et Sch. — Peninsula, Clovelly, ARNELL, n° 594. Montagu, Kem Kloof, ARNELL, n° 814, 827.

*Bryum truncorum* Bory. — Montagu, Coymans Kloof, S. ARNELL, n° 829.

*Rhizogonium spiniforme* (L.) Bruch. — Knysna ; Deepwall forest, ARNELL, n° 1503, 1513, 1514, 1515 B ; 1527, 1537 C, 1936 ; 1956 ; Knysna Garden of Eden, ARNELL, n° 2092.

*Philonotis Dregeana* (C. M.) Jaeg. — Montagu, Bath Kloof, ARNELL, 723. Chapmans Peak, ARNELL, n° 1126. Devils Peak, ARNELL, 2219.

Il est intéressant de noter que le n° 723 a été récolté à la même date (18.9.1951) et à la même localité que *Philonotis afro-uncinata* C. M. dont il est certainement distinct.

*Philonotis scabrifolia* (Hook. f. & W.) Broth. — George, Wilderness. ARNELL, n° 1456.

*Breutellia aristaria* (C. M.) Broth. — Table mountain, S. ARNELL, n° 972.

*Breutelia afro-scoparia* C. M. — Peninsula, Constantia slopes. S. ARNELL, n° 396 pp.

*Ptychomitrium cucullatifolium* (C. M.) Jaeg. — Peninsula, between Kloof Nek and Round House, ARNELL, n° 279, 282.

*Schlotheimia percuspidata* C. M. — Knysna, Deepwall Forest, ARNELL, n° 1529, 1583 pp., 1945. Knysna, Parker Station, ARNELL, n° 1634.

*Pterogonium ornithopodioides* (Huds) Ldb. — Knysna, Goma Forest, ARNELL, n° 1739.

*Renauldia Hoehnelii* (C. M.) Broth. — Knysna, Goma forest reserve, ARNELL, n° 1754.

*Papillaria africana* (C. M.) Jaeg. — Knysna, Deepwall Forest. ARNELL, sine n°.

*Cyclodictyon borbonicum* (Besch.) Broth. - Knysna, ½ mile south Deepwall station, ARNELL, n° 1923. Det. F. DEMARET.

*Ischyrodon seriolus* C. M. — Peninsula, Groot Constantia. ARNELL, n° 159.

Source MNHN, Paris

*Brachythecium implicatum* (Horns.) Jaeg. George, Wilderness, Arnell, n° 1350. Knysna ½ mile south Deepwall Forest station. Arnell, n° 1843.

*Rhynchostegium brachypterum* (Horns.) Jaeg. — George Wilderness, Arnell, n° 1316.

*Erythrodontium subjulaceum* (C. M.) Par. — Knysna, Deepwall Forest, Arnell, n° 1497.

*Entropothecium Perrotti* R. C. Knysna, Parkes station, Arnell, n° 1623. Knysna Deepwall Forest, Arnell, 1637, 1977. Dans cette dernière récolte les paraphylles sont rares.

*Microthamnium glabrifolium* (C. M.) Par. Knysna, Deepwall Forest reserve. Arnell, n° 1599.

*Isoplerygium leucophanes* (Hpe.) Jaeg. — Bettys Bay. Arnell, n° 1080 pp.

*Ditrichum androgynum* (C. M.) Jaeg. Knysna, Deepwall Forest, Arnell, n° 1503, 1553. Knysna, ½ mile south Deepwall Forest station, Arnell, n° 1650, 1856. Knysna, Garden of Eden, Arnell, n° 2095.

*Pogonatum capense* (Hampe) Jaeg. — Knysna, Goma Forest, near Lily Vlei (*Soc. Ditrichum flexifolium*), Arnell, n° 1792.

Source MNHN, Paris

# Terminal Branching in *Lepidozia granatensis* Gottsche [1]

by Margaret Fulford and Jane Taylor [2]

In his detailed study of the kinds of branching which occur in the leafy Hepaticae, Evans (1912, 1939) outlined two basic developmental patterns, a) terminal branching, in which the branch is formed in a part of a lateral or a ventral segment soon after it is cut off from the apical cell, and b) intercalary branching, in which the branch is initiated in cells below the cortex of the stem and is thus endogenous in origin and the cortical cells, through further divisions, give rise to a distinct basal sheath surrounding the branch. The terminal branching is of four distinct types, which are designated by Evans as, the *Radula* type, the *Frullania* type, the *Microlepidozia* type, and the *Acromastigum* type. This paper is concerned with three of the four types, namely, the *Frullania* type, the *Microlepidozia* type and the *Acromastigum* type. Although the *Frullania* type occurs in various unrelated genera, the *Microlepidozia* type, in association with the *Frullania* type has been reported only in the genus *Microlepidozia*, while the *Acromastigum* type, in association with the *Frullania* type, is known only in the genus *Acromastigum*.

While it has thus been established that two of these three types may be present in one species, the occurence of all three types in a single species has not yet been reported. This condition does occur in *Lepidozia granatensis* Gottsche and is described below.

The various types of branching may be recognized on the basis of their morphology, since the relationships between the axis and its branches remain evident even after the branches are fully developed. As shown in Figures 1, and 3, a terminal branch (LB) and (VB) originates in half of one of the segments (S) cut off from the tetrahedral apical cell (X) of the axis, while the other half of the segment (H) is left to form the leaf, or in the case of the ventral segment-half (VH), the underleaf. This leaf or underleaf consequently differs from the normal leaves and underleaves respectively.

In the portion of the stem of *Lepidozia granatensis* shown in ventral view (Fig. 2) the leaves are unequally bifid or trifid and have distinctly succubous line of insertion. The underleaves are unequally trifid (rarely bifid) and are unusually large and conspicuous. They have a transverse or subtransverse line of insertion.

(1) From work related to a project supported by National Science Grant No. 1c 2811.
(2) Dept. of Biological Sciences, University of Cincinnati, Cincinnati 21, Ohio, USA.

Source: MNHN, Paris

The branch (B) of Figure 2 is of the *Frullania* type and represents the ventral half of a lateral segment as shown in Figure 1, LB. The accompanying leaf (Fig. 2, C, stippled) with a characteristic lanceolate shape and narrower line of insertion than that of the normal bi-trilobed leaves, is termed the incomplete leaf. It develops from the dorsal half of the lateral segment (Fig. 1, H) and is situated on the dorsal side of the axis, more or less below the branch. The first segment cut off by the apical cell of

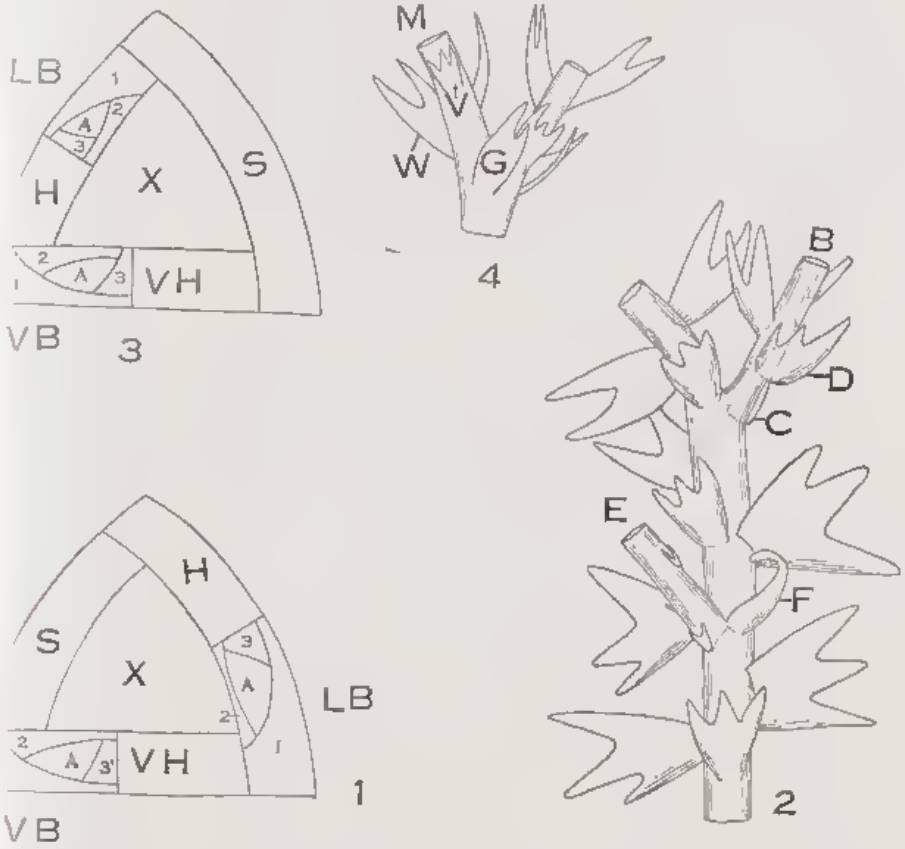



Fig. 1. — Diagram representing the establishment of a branch of the *Frullania* type in half of the lateral segment on the right, and a branch of the *Acromastigum* type in half of the ventral segment ; X, apical cell of the main axis ; S, lateral segment cut off from the apical cell of the main axis ; H, dorsal half of a lateral segment ; LB, dorsal half of a lateral segment ; VH, half of a ventral segment in which the incomplete leaf originates ; VB, half of a ventral segment in which a branch of the *Acromastigum* type originates. A, apical cell of a branch ; 1, first segment cut off from the apical cell of a branch ; 2, 3, second and third segments cut off from the apical cell of a branch.

Fig. 2. — Portion of a stem of *Lepidozia granatensis*, ventral view, × 40. B, *Frullania* type branch ; C, incomplete stem leaf on dorsal surface of axis ; D, first underleaf of branch ; E, *Acromastigum* type branch ; F, incomplete underleaf of the main stem associated with this branch.

Fig. 3. — Diagram representing the establishment of a branch of the *Microlepidozia* type in half of the lateral segment on the left, and a branch of the *Acromastigum* type in half of the ventral segment ; LB, dorsal half of the lateral segment in which branch of the *Microlepidozia* type originates ; H, ventral half of a lateral segment.

Fig. 4. — Portion of a stem of *Lepidozia granatensis*, ventral view, × 40. M, *Microlepidozia* type branch ; G, incomplete leaf on ventral surface of axis ; W, first lateral leaf of branch ; V, first underleaf of branch. Figs. 2 and 4 were drawn from a portion of the original material of *Lepidozia granatensis* Gottsche collected by LINDIG, Bogota Colombia, S. America, ex. Hb. Bescherelle in Hb. Stephani (G).

Source MNHN, Paris

the branch (Fig. 1, LB, 1) is ventral in position and gives rise to an underleaf (Fig. 2, D) which is normal in position or slightly displaced toward the side of the branch away from the main axis. The second branch-segment (Fig. 1, LB, 2) gives rise to the first lateral leaf, on the surface of the branch turned toward the main axis, while the third segment (Fig. 1, LB, 3) gives rise to the second lateral leaf. The branch spiral is dextrorse and homodromous i. e., shows a spiral similar to that of the main axis.

The branch (M) of Figure 1 is of the *Microlepidozia* type. It originated in the dorsal half of a lateral segment (Fig. 3, LB). The incomplete leaf (Fig. 1, G) is developed from the ventral half of the segment (Fig. 3, H). It is unequally bilid and is situated on the ventral surface of the axis instead of the dorsal as in the *Frullania* type. The first segment cut off from the apical cell of the branch (Fig. 3, LB, 1) gives rise to a lateral leaf (Fig. 1, W) and is situated on the surface of the branch turned away from the main axis. The second branch-segment is on the surface of the branch turned toward the main axis and gives rise to a second lateral leaf, while the third branch-segment is ventral in position and gives rise to an underleaf (Fig. 1, V). The branch spiral is dextrorse and homodromous with the main axis.

The branch (E) of Figure 2 is of the *Acromastigum* type. It originated in half of a ventral segment (Fig. 1, and 3, VB). The incomplete underleaf (Fig. 2, F) is ovate-lanceolate and develops from the other half (VH) of the ventral segment. The branch is situated at one side of this narrow underleaf, either to the right or to the left of it (Fig. 2, E). The spiral is dextrorse and homodromous with the main axis when the branch is to the left of the incomplete underleaf (Fig. 2, E) and sinistrorse and antidromous i. e., in the opposite direction to the spiral of the main axis when the branch is to the right of the underleaf.

In *Lepidozia granatensis*, branches of the *Frullania* type predominate. Those of the *Acromastigum* type are next in order of frequency and are usually characterized by microphyllous leaves in the lower region of the branch. The branches of the *Microlepidozia* type are of least common occurrence. Ventral, intercalary branches of endogenous origin are also present.

Leitgeb (1875) and Evans (1912) believed that terminal branching made its appearance very early in the history of leafy Hepaticæ and that intercalary branching came later. On this assumption then, *Lepidozia granatensis* has retained a very primitive character namely terminal branching in all three segments of the apical cell. On the other hand, more advanced morphological features are also present including the intercalary branches in the ventral position and the trifid leaves and underleaves.

The morphology of the leaves, the succubous leaf insertion and the branching pattern of *Lepidozia granatensis* are characters which are inconsistent with those of the genus *Lepidozia*, and this species should therefore be placed in a separate genus within the family Lepidoziaceæ.

Source: MNHN, Paris

## Summary

1. In *Lepidozia granatensis* Gottsche three types of terminal branching occur, namely the *Frullania* type, the *Microlepidozia* type and the *Acrobolbigum* type.

2. According to the interpretations of Leitgeb (1875) and Evans (1912) the occurrence of terminal branches in all three segments of the apical cell is a primitive character.

3. This branching pattern as well as other morphological evidence indicates that the species *Lepidozia granatensis* should be placed in a separate genus within the family Lepidoziaceæ.


The authors wish to thank Dr. C. E. B. Bonner for the loan of specimens from the Stephani Herbarium, Geneva and Dr. Th. Herzog, Jena, for the loan of specimens from his private Herbarium.

## Literature cited.


Evans (A. W.), 1912. Branching in the Leafy Hepaticae (*Ann. Bot.*, **26**, 1-37).

1939. The Classification of the Hepaticae (*Bot. Rev.*, **5**, 49-94).

Leitgeb (H.), 1875. Untersuchungen über die Lebermoose. II. Die foliosen Jungermannieen, 1-95, Jena.


Source MNHN, Paris

# The genus *Splachnobryum* in the United States, Mexico, Central America and the Caribbean (1)

by Ruth Shornherst Breen (2) and Ronald A. Pursell (3)

The occurrence in a temperature climate of a moss generally considered to be restricted to the tropics rouses the interest of persons concerned with plant distribution. There is always the question as to whether it occurs naturally or whether it may have been introduced. In 1867 a moss discovered growing on brick walls in a hot-house in the Botanical Gardens of Glasnevin, Dublin, Ireland, by Dr. Orr was referred to the West Indian *Splachnobryum wrightii* C. M.. Speculation favored the idea that it had been introduced with tropical orchids. *S. corbierei* Ren. & Card. was described in 1902 from specimens found in flowerpots in a greenhouse in Cherbourg, France. It was supposed to be of African origin. Elisabeth G. Britton (1909, 1910) noted the close similarity of this latter specimen to one collected by George Webster on brickwork in greenhouses at Baldersby Park, Yorkshire, October, 1904, and referred to *S. wrightii* and to *S. delicatulum* Broth. ex Broth. from greenhouses at Holgate, York, 1905. She concluded that these three specimens were sufficiently similar to be considered the same species, for a notation in her handwriting on the herbarium sheet (New York Botanical Garden) bearing the specimen of *S. corbierei* indicates that « *S. corbierei* R. & C. = *S. wrightii* C. M. = *S. delicatulum* Broth. ». In 1908 Mrs. Britton also collected what appeared to be the same species in the greenhouses at the New York Botanical Garden, growing on pots with West Indian orchids. The specimen was fruiting but the capsules were too old to show peristome structure. She later marked the herbarium sheet : « *S. delicatulum* Broth. = *S. bernoullii* C. M. ». Fruiting material was also collected about this time from greenhouses in the vicinity of Philadelphia. Conjecture was that these plants were probably introduced as spores or possibly living plants together with tropical flowering plants such as orchids.

On November 10, 1953, W. D. Reese was making a check of species of mosses occurring in an old abandoned field on the northern outskirts of Tallahassee, Florida, when he found a minute acrocarpous form growing mixed with scattered plants of *Ditrichum pallidum* (# 510). At the time it was identified as *Splachnobryum bernoullii* C. M. (according to Sayre

(1) Contribution from the Department of Biological Sciences, The Florida State University, Tallahassee, and Contribution from The Botanical Laboratory, The University of Tennessee, Knoxville, N. Ser. 207.

(2) Florida State University.

(3) Present Address : Mont Alto School of Forestry, Mont Alto, Pennsylvania. The study was supported by National Science Foundation Grant # G 3805.

Source MNHN, Paris

Stoul, 1935). This was a new record for Florida. Since material for comparison was not available the specimen was sent to Dr. A. L. Andrews, who verified the determination. Then, two years later, on November 12, 1955, R. A. Pursell collected a *Splachnobryum* from a moist limestone ledge along the banks of the Ochlockonee River, 26 miles west of Tallahassee (# 100 MF 68). These plants were better developed than those collected by Reese, with longer stems and larger leaves, but unfortunately, however, both specimens were sterile. Despite the size differences we were in doubt about their representing two distinct entities. We therefore decided to compare them with plants of the only other known collections of the genus from the United States: (1) Faith P. Mackaness # 148 (as *S. bernoullii*) from brickwork, St. Vincent de Paul Cemetery, New Orleans, Louisiana, September 11, 1912; (2) Irma Schlooberger # 5902, # 5901 (as *S. bernoullii*) from the top of Stone Mountain, Georgia (near Atlanta), August, 1943; (3) Elzada Clover # 6269 (as *S. obtusifolium*)from Lake Mead, Arizona, April 22, 1919. With the exception of the plants collected by Pursell, all others were similar in size, shape, and detail of leaf structure, and agreed with the description of *S. bernoullii*. The more robust form of the former plants caused us to undertake a much more comprehensive study based on all available material of the genus from tropical America, in part to ascertain more certainly its identity, and in part to dry to straighten out the confusion existing among the various West Indian and Central American collections.

The genus *Splachnobryum* was established by Müller in 1869. By the time of the publication of Müller's *Genera Muscorum Frondosorum* (1901) twenty species had been described. This number had been increased by three by 1909 when Brotherus presented his synopsis of the genus. In the 1924 edition of Engler and Prantl, Brotherus recognized thirty-four species (including *S. corbierei* and *S. delicatulum*, known only from greenhouses). Bryologists having occasion to attempt identification of tropical American material assigned to this genus have expressed doubt that so many species would stand the test of critical study and comparison. Dixon, as early as 1910, in a letter to Mrs. Britton (preserved in the New York Botanical Garden) stated that a fairly wholesale reduction would be welcomed by him, and both Bartram and Andrews have recently expressed the same point of view to the senior author. Thériot (1911) commented on the confusion, but his treatment of the Cuban species did little to clarify the situation. It is interesting to note that Bartram (1949), Crum and Steere (1957, 1958), and Crum and Bartram (1958) have recognized only three species in Guatemala, Puerto Rico, and Haiti, a more realistic treatment than previously found.

Other than Brotherus's grouping of the species of *Splachnobryum* into two categories based on the form of the operculum (« Deckel flach gewölbt bis kegelig. Deckel lang geschnabelt. »), there is nothing in the literature descriptive of the capsule which would differentiate species. Details of peristome material, where available, show little if any variation. The figure of the peristome of *S. wrightii* in the first edition of Engler and Prantl is marked « not correct » in notes by Mrs. Britton, but it is quite similar to that of specimens from Puerto Rico (Pagan # 833, Steere # 5201, both as *S. wrightii*), Jamaica (Robbins # 78, as *S.*

Source MNHN, Paris

*wrightii*; Farr # 414 and Leonard # 7011, as *S. obtusum*), Cuba (Wright # 54, as *S. wrightii*), Guatemala (Bernoulli, type of *S. bernoullii*), and Mexico (Pringle # 10532, as *S. crenulatum*). Dixon's (1907) sketches of the peristome of *S. delicatulum* show what is referred to as a preperistome, and short, blunt, entire teeth. The figure of *S. geheebi* Fl. from Java, reproduced from Fleischer's plate by Britton (1910), shows the teeth inserted deeply within the capsule mouth, with a suggestion of the basal hyaline membrane or preperistome. Mrs. Britton reported that this structure had been found also in *S. mariei* Besch. from Guadeloupe, *S. wulfschlagelii* C. M. (*S. wrightii*) from Surinam, and *S. bernoullii* from Guatemala. Capsules of *Splachnobryum* are very small and the teeth are fragile and frequently incurving, so that it is difficult to get good peristome material for study. In each peristome examined some of the teeth were intact, so that observations could be made on their structure.

Philibert's (1890) detailed studies on the origin and structure of the peristome of *S. boivini* C. M. from the island of Nossi-Bé leave much to be desired as to interpretation. The absence of illustrations and the morass of detail in the written description make it almost impossible to make meaningful comparisons of *S. boivini* with specimens from the West Indies. The senior author sent a copy of the plate reproduced here to Dr. Andrews. His delightful comment (personal communication) sums up the situation: « The figure gives a perfectly clear idea of the status of things, but the difficulty is to interpret it. » For example, what might be considered as the dorsal plates of the teeth are shown, but observation of insufficient material makes this only a conjecture. Similarly, the origin of the inflated hyaline preperistome is not known, leaving doubt as to whether or not this *is* a preperistome in the sense of Philibert, or similar to the preperistome of some species of *Orthotrichum*. Crum and Steere (1957) define it in the sense of Philibert, and it certainly appears to be that. However, until further critical study of the development of the peristome of *Splachnobryum* can be made, with evidence as to the origin of the peristome and preperistome, we can only rely on speculation.

Variations in size and shape of leaves and of cell size probably reflect differences in age and in growth conditions, particularly with respect to moisture. The plants collected by Reese from the hot, dry, sunny field are very small and poorly developed, with short stems and small ligulate leaves. Those from the vicinity of the Ochlockonee River, growing on the moist limestone in partial shade along the river bank, are much larger, the stems longer, with more and larger leaves. Occasional basal leaves are found which are short and broad, similar to those on the plants collected by Reese. In both collections individual plants can be found in which the leaves on innovations are shorter and broader than those on the main stems. The same differences are apparent in a number of the West Indian collections. It is interesting to note that Braithwaite (1872) illustrates the two leaf variants in *S. wrightii*, and Dixon (1907) shows them in *S. delicatulum*. Schwaegrichen (1827) in Vol. 2 of Suppl. 2 also shows this leaf-shape difference, although rather poorly in his *Syrrhopodon obtusus* (*Splachnobryum obtusum* (Brid.) C. M.). The costa may extend to within two or three cells of the apex of the leaf, or it may end several cells below the apex. Upper marginal cells vary in the degree of

Source: MNHN, Paris

circulation, some leaves having pronounced crenulate margins and others being almost entire. BARTRAM (1934) commented on the variability of stem length, costa ending, and shape of leaf apex on specimens from Costa Rica identified with *S. obtusum* C. M. CRUM and STEERE (1957) make the cautious statement that *S. obtusum* in Puerto Rico may be merely juvenile or sterile forms of *S. splachnifolium* (Hook.) Thér. Cell size is also variable from collection to collection within the same species. Even though such a wide range of variation in vegetative characters exists, because tropical American Splachnobrya are so commonly collected sterile, it seems feasible to put considerable weight on these same characters.

The most recent treatments of the genus (by CRUM, STEERE, and BARTRAM) from our region have recognized three species, *S. obtusum* (Brid.) C. M., *S. splachnifolium* (Hook.) Thér., and *S. mariei* Besch. We have not been able to discern any clear-cut, consistent differences between the numerous species described from the West Indies. The genus is highly variable, and, as noted previously, leaf variations are common even on the same plant, or on plants from the same collection. We therefore propose to combine all the species known to occur in the southern United States, Mexico and Central America, and the Islands of the West Indies into one species, *Splachnobryum obtusum* (Brid.) C. M.

*Splachnobryum obtusum* (Brid.) C. M., Verh. k.-k. zool.-bot. Ges. Wien 19 : 503. 1869.

*Ulota obtusa* Brid., Muse. Recent. Suppl. 1. 118. 1806 (basionym).
*Dalymodon splachnifolius* Hook., Musci Exot., 1, pl. 76, 1818.
*Saphopodon obtusus* Schwaegr., Species muscorum frondosorum, Suppl. 2 (2), 106, pl. 182, 1827.
*Ulota obtusifolia* Rich. in Schwaegr., Suppl. 2 (2), 106, 1827.
*Dissodon rotundifolius* C. M., Syn. 1. 140, 1849.
*Ulota splachnifolia* (Hook.) Mitt., Mus. Austr. Am., p. 141, 1869.
*Splachnobryum wulfschlaegelii* C. M., Verh. k.-k. zool.-bot. Ges. Wien, 19, 504, 1869.
*S. bernoullii* C. M., *loc. cit.*, p. 505.
*S. wrightii* C. M., *loc. cit.*, p. 505.
*S. mariei* Besch., Rev. Bryol., 18, 75, 1891.
*S. olivirens* Besch., *loc. cit.*, p. 76.
*S. luteum* Besch., *loc. cit.*, p. 76.
*S. corbieri* Ren. & Card., Bull. Soc. Roy. Belg., 41, 311, 1902.
*S. chilum* Broth., Symbol. Antil., 3, 423, 1903.
*S. deficulum* Broth., in Dixon, Journ. Bot., 45, 81, 1907.
*S. crenulatum* Card., Rev. Bryol., 36, 86, 1909.
*S. lignifolium* Card., *loc. cit.*, p. 86.
*S. subjulaceum* Card., *loc. cit.*, p. 86.
*S. splachnifolium* (Hook.) Thér., Mem. Soc. Cubana. Hist. Nat., 13, 275, 1939.
*S. obtusum* (Schwaegr.) C. M. in Thér., *loc. cit.*, p. 275.
*S. leoni* Thér., *loc. cit.*, p. 275.

Plants small, 2-5 mm. high, occasionally larger. Stems slender, red to orange, simple or sparingly branched, attached to substrate by numerous basal rhizoids. Leaves dark green, the lower widely spaced and spreading, the upper crowded and erect ; ligulate or spatulate, upper margin crenulate or nearly entire ; costa slender, ending a few cells below the tip ; median leaf cells lax and thin walled, oblong-hexagonal, 2-3 : 1, becoming smaller and nearly quadrate at the margins, larger and longer

Source MNHN, Paris

toward the base. Dioicous. Antheridia in clusters in leaf axils, without paraphyses. Archegonia terminal, without paraphyses (not seen). Perichaetial leaves not differentiated. Propagula not seen (included in some descriptions). Capsule erect, cylindrical, 1 mm. long; seta reddish brown; operculum conical. Peristome of 16 teeth inserted 3-4 cells below rim

PLATE 1

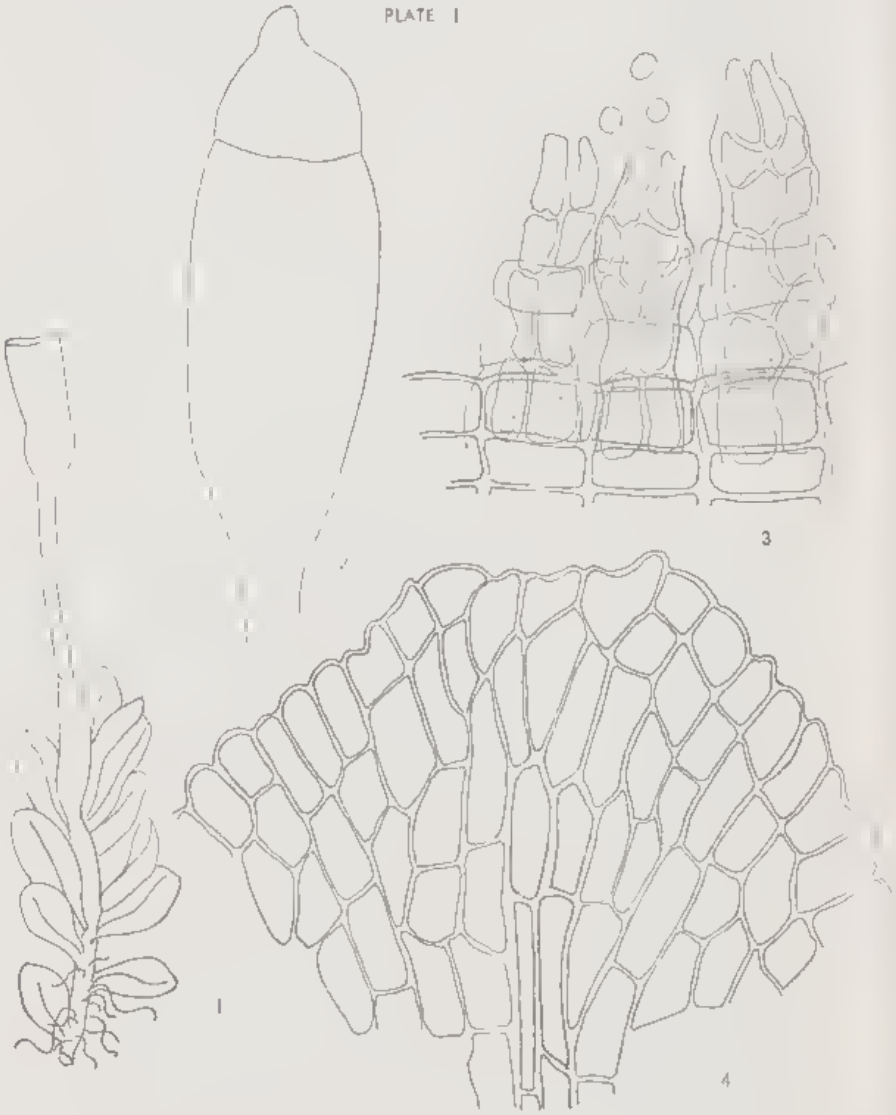


FIG. 1. Mature plant, 40 × 20. FIG. 2. Sporophyte, 10 × 20. FIG. 3. Peristome 130 × 215. FIG. 4. Leaf apex, 130 × 215.

of capsule; median line of teeth not continuous through all the cells of the teeth; teeth golden brown or yellow, finely papillose, often breaking at joints between cells; dorsal plates (if that is what the « hacking » of the teeth is) also fragile, and not observable in all capsules or on all teeth of a given peristome. Cells of outer membrane or prepcristome completely colorless, thin-walled, resembling truncated clear bubbles

Source: MNHN, Paris

lying between teeth and capsule wall, usually consisting of a 3-celled ciliated membrane in front of each tooth, and reaching 1/4-1/3 the length of the tooth. (The delicate nature of these cells doubtless accounts for the fact that some investigators do not mention them. After soaking up water for a time they are readily visible, however.) Calyptra not seen. (According to BARTRAM (1949), the calyptra of *S. bernoullii* is short, cucullate.)

**General distribution**: United States: Georgia, Florida, Louisiana, Arizona; Mexico; San Salvador; Guatemala; Honduras; Costa Rica; Cuba, Jamaica; Dominica; Puerto Rico.

*Occurrence within the United States.* The collections from the top of Stone Mountain, Georgia, seem surprising, for the moss flora of that monadnock granitic monolith has a decided northern aspect (SCHOUNTHERST 1914). One cannot even hazard a guess as to how this delicate little moss ever got there, or how it has managed to survive in so exposed and xeric a situation. The Florida and Louisiana sites are in the belt where so many tropical bryophytes apparently reach their northern limits of distribution. The winters are brief, and during the rest of the year the climate approximates that of the « tierra caliente » of coastal tropical regions. The western collection, from Arizona, that of Glover, is identified with the material from the southeastern states. Several tropical American species of mosses, such as *Brachythecium penellii* Bartr., *Brachymenium systylium* (C. M.) Jaeg., and *Trichostomum jamaicense* (Mitt.) Jaeg., are known to occur in both Arizona and the states bordering the Gulf of Mexico, so it is not incongruous for this one to be found in both areas.

**Excluded specimens.** *Splachnobryum kieneri* Wms., collected at Boulder Gold on Long's Peak, Colorado, altitude 12,500 feet, by Walter KIENER, # 1113, August 31, 1932 (WILLIAMS, 1935), was described as being « distinct from all other American species » in that the apical leaf cells in was not crenulate, the border cells on either side of the median upper cell were much elongate, and the leaves more concave, imbricate, and broader. ANDREWS (1949) states that this is clearly one of the sterile forms of *Bryum turbinatum* (Hedw.) Schwaegr., which is common and highly variable in our western states.

An Arizona specimen (BARTRAM, Mosses of Southern Arizona, # 145, Monolith Canyon, Santa Rita Mountains, Santa Cruz County, altitude 6500 feet, February 1, 1925) was determined by GLOVER as *Splachnobryum bernoullii* and so included in the Moss Flora. ANDREWS (1949) later identified this specimen as *Bryum lortifolium* Funck (*B. cyclophyllum* Schwaegr.), a determination concurred in by BARTRAM himself.

**Taxonomic position.** As to the placement of the genus *Splachnobryum*, we agree with ANDREWS (1949) that it should not be in the Splachnaceae, where Carl MÜLLER originally put it. PHILIBERT accepted MÜLLER's disposition, but at the same time showed that there were differences in peristome structure as compared to that of other members of that family. Its peristome, if PHILIBERT's observations are correct, is not that of the Splachnaceae. The absence of paraphyses among the antheridia (present

Source MNHN, Paris

in the Splachnaceae) also suggests that it does not belong there. SAYRE (1935) placed it in the Splachnaceae in her treatment of that family. BARTRAM (1939) in *Mosses of the Philippines* also placed it in the Splachnaceae, but stated that *Splachnobryum* and *Gymnostomiella* would be included to better advantage in the Pottiaceae, for the lax areolation

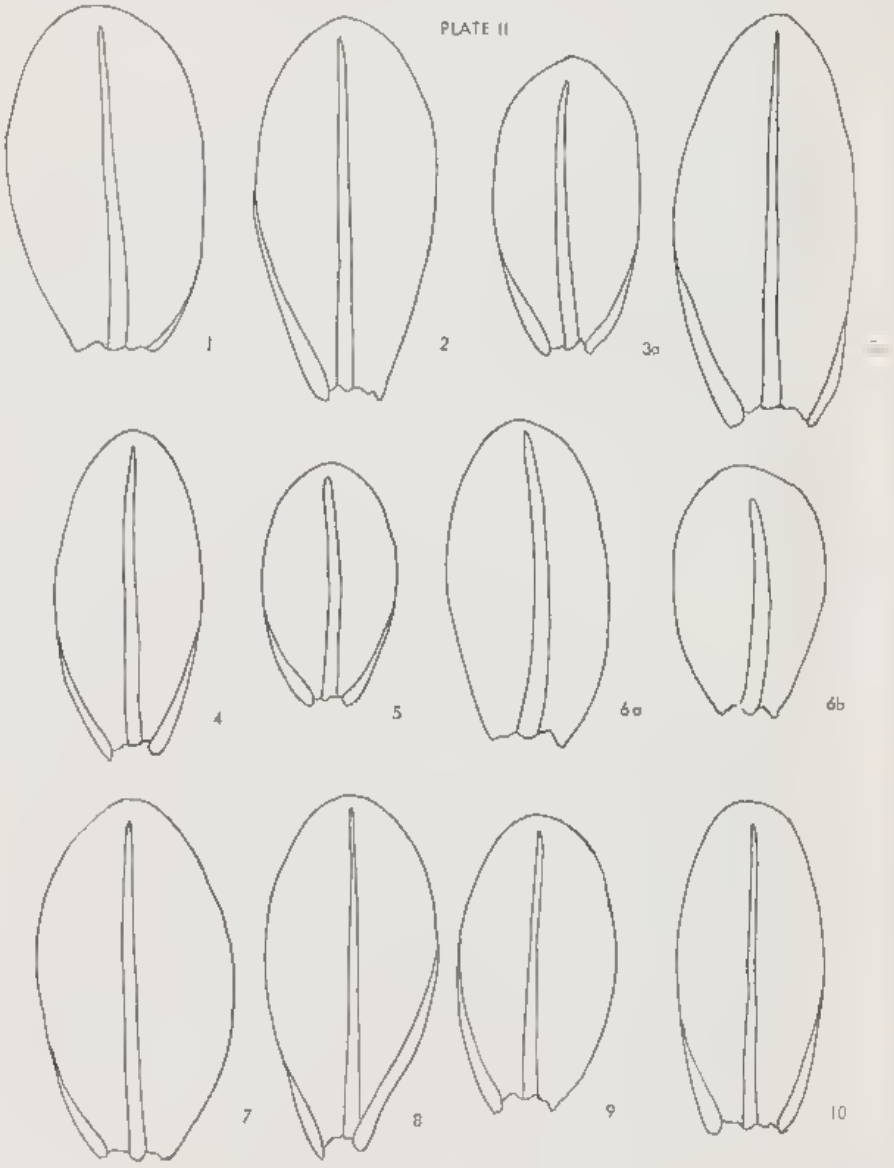



FIG. 1. — As *S. Bernoullii* C. M. Faith P. MACKANESS # 448, New Orleans, Louisiana. — FIG. 2. — *S. oblusum* (Brid.) C. M. W. D. REESE # 510, Tallahassee, Florida. — FIG. 3a. — Leaf from base of stem, *S. oblusum* (Brid.) C. M. R. A. PURSELL # 100 MF 68. Ochlockonee River, west of Tallahassee, Florida. — FIG. 3b. Terminal leaf from same plant. — FIG. 4. — As *S. oblusifolium* (*S. oblusum* ?) Elzada U. CLOVER # 6269. Lake Mead, Arizona. — FIG. 5. — As *S. Bernoullii* C. M. Irma SCHNEIDER # 5902. Stone Mountain, Georgia. — FIG. 6a. — Upper leaf. As *S. Bernoullii* C. M. From Type specimen. Dr. Gustav BERNOULLI, Guatemala. — FIG. 6b. Basal leaf from same plant. — FIG. 7. — *S. obtusum* (Brid.) C. M. Marie L. FARR # 414. Jamaica. — FIG. 8. — As *S. Wrightii* C. M. Charles WRIGHT # 51. Cuba. FIG. 9. — As *S. julaceum* Besch. From Type specimen. Ed. MARIE, Guadeloupe. — FIG. 10. — As *S. splachnifolium* (Hook.) Ther. PAGAN # 833, Puerto Rico.

Source MNHN, Paris

cells is the only feature in which they are similar to the Pottiaceae, while the small size, rounded leaf apices, and details of the gametophyte are all more indicative of an alliance with the Pottiaceae. Sullivant (as in Britton et al.) had previously taken the view that these two genera should be included in the Pottiaceae, as had Braithwaite (1892), who agreed with Martin and Lindberg in placing *Splachnobryum* in the Pottiaceae (Trichostomaceae) because of the structure of the peristome and calyptra, which are similar to *Tortula*. Britton (1909) changed his mind about the position of *Splachnobryum*, for he transferred it from the Pottiaceae where he had placed it in 1902 back to the Splachnaceae, thus agreeing with Dixon. The most recent treatments of the genus, by Brotherus and Steere (1957 and 1958), and Crum and Bartram (1958) also place *Splachnobryum* in the Pottiaceae. Thus its position has vacillated through the years back and forth between the Pottiaceae and the Splachnaceae. Until further study can be made of the structure of the complex peristome we agree that it be placed in the Pottiaceae for the present. It is certainly premature to suggest, as Andrews did (1919), that a new family be established for these two genera, but this may be the eventual solution.

## Specimens examined

The following abbreviations are used to designate the sources of specimens cited, as given in the *Index Herbariorum*:

FSU Florida State University, Tallahassee, Florida.
CAN National Museum of Canada, Natural History Branch, Ottawa, Ontario.
NY New York Botanical Garden, New York, New York.
US United States National Museum (Department of Botany), Smithsonian Institution, Washington, D. C.

*Splachnobryum obtusum* C. M.

W. D. Reese # 510. Tallahassee, Florida (Leon County). Nov. 10, 1953. FSU
C. A. Pursell # 400 MF 68. 20 miles west of Tallahassee, Florida (Liberty County). Nov. 12, 1955. FSU
Marie L. Farr # 414. Jamaica, West Indies. June 25, 1954. CAN
E. P. Leonard # 7044. Haiti. Nov. 17, 1925. US
J. U. Clover # 6269. (As *S. obtusifolium*). Arizona. Apr. 22, 1941. CAN
P. Gutierrez. Costa Rica. Apr. 27, 1934. (Specimen from E. B. Bartram).

*Splachnobryum bernoullii* C. M.

Bernoulli. Guatemala. TYPE. NY
LeRoy H. Harvey # 1167. Coahuila, Mexico. July 10, 1939. CAN
H. Richards and F. Drouet # 616. Sonora, Mexico. Nov. 7, 1939. (From F. Drouet).
E. P. Mackaness # 448 New Orleans, Louisiana. Sept. 14, 1942. US, NY, CAN
L. Schnoberger # 5902, 5904. Stone Mountain, Georgia. Aug. 1943. (From A. L. Andrews).
E. B. Bartram # 1446a. Meredith Canyon, Arizona. Feb. 4, 1925. US (= *Bryum tortifolium* Funck).

*Splachnobryum crenulatum* Card. (= *S. bernoullii* C. M.)

Pringle # 10532. Morelos, Mexico. Aug. 1. 1908. FSU US



Source MNHN, Paris

*Splachnobryum wrightii* C. M.

C. WRIGHT # 54. (As *Dissodon ? ranunculifolius* = *S. obtusum* C. M.) NY
C. R. ORCUTT. Cuba. Feb. 7, 1927. US
W. C. STEERE # 4479. Puerto Rico. Oct. 22, 1939. FSU, NY, US
W. C. STEERE # 5201. Puerto Rico. Dec. 15, 1939. NY, US
W. C. STEERE # 5930. Puerto Rico. Jan. 8, 1940. NY
W. C. STEERE # 6813. Puerto Rico. March 17, 1940. NY, FSU
R. G. ROBBINS # 78. Jamaica. July 20, 1951. CAN

*Splachnobryum splachnifolium* (Hook.) Thér.

F. M. PAGAN # 833. Puerto Rico. Aug. 5, 1938. CAN

*Splachnobryum juliaceum* Besch.

Ed. MARIE. Guadeloupe. TYPE. CAN

*Splachnobryum obtusum* Besch.

Ed. MARIE # 504. Guadeloupe. Before 1891. CAN

*Splachnobryum mariei* Besch.

C. LE GALLO # 765a. Guadeloupe. July 21, 1954. CA
C. LE GALLO # 808. Guadeloupe. July 24, 1954. CAN

*Splachnobryum wallschlaegeli* C. M.

E. B. BARTRAM # 816. Arizona. Feb. 13, 1923. NY

*Splachnobryum delicatulum* Broth.

George WEBSTER. Hodgate, Yurk. England. Sept. 1911. NY
D. ORR. Glasnevin, Scotland. 1867. NY (= *S. wrightii*).
E. G. BRITTON. Greenhouses, New York Botanical Garden. July 9, 1905. NY

*Splachnobryum corbierei* R. and C.

CORBIERE. Cherlaurg, France. 1901. TYPE. NY

*Splachnobryum kunzei* Wms. (= *Bryum turbinatum* (Hedw.) Schwaegr.).

E. B. BARTRAM # 1443. Arizona. Aug. 31, 1932. CO-TYPE. NY

## REFERENCES

ANDREWS (A. L.). 1949. Taxonomic notes. IX. *Splachnobryum kunzei* (*Bryol.*, **52**, 78-83).

BARTRAM (E. B.). 1927. Some Arizona mosses not previously reported from the United States (*Bryol.*, **30**, 45-50).

1934. Additional Costa Rican mosses. III (*Jour. Wash. Acad. Sc.*, 24 (11), 472).

1939. Mosses of the Philippines (*Philippine Journ. of Science*, **68** (1-4), 125).

1949. Mosses of Guatemala (*Fieldiana*, Botany, **25**, 151-152).

BRAITHWAITE (R.). 1872. Recent additions to our moss flora. Part V. Trichostomaceae (*Journ. Bot.*, **115**, new ser., 1, 193-194).

BRITTON (Elizabeth G.). 1909. A rare moss in the conservatories (*Journ. N. Y. Bot. Gard.*, **10**, 140-141).

— 1910. *Splachnobryum* in greenhouses (*Bryol.*, **13**, 116-119).

BRUTHERUS (V. F.). 1909. In Engler and Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, fasc. 234-237, 1203.

—. 1924. In Splachnaceae, Splachnobryoideae, Engler and Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Band 10, 334-335.

Source: MNHN, Paris

C[illegible] (J.). 1910. Diagnoses préliminaires de Mousses mexicaines, 2e article (*Rev. Bryol.*, **36** (4), 86).

[illegible]. 1911. Diagnoses préliminaires de Mousses mexicaines, 9e article (*Rev. Bryol.*, **38** (2), 33).

[illegible]. 1911. Coup d'oeil sur la flore bryologique du Mexique (*Rev. Bryol.*, **38** (3), 81).

[illegible] (Howard) and Bartram (E. B.). 1938. A survey of the moss flora of Jamaica (*Bull. Institute of Jamaica*, Sc. Ser. no. 8, 90 pages).

[illegible] (Howard) and Steere (W. C.). 1954. The mosses of Puerto Rico and the Virgin Islands. Scientific survey of Puerto Rico and the Virgin Islands (*The New York Acad. of Sciences*. Vol. VII, Part 4, 479-481).

[illegible]. 1958. A contribution to the bryology of Haiti (*Am. Midl. Nat.*, **60** (1), 1-51).

[illegible] (H. N.). 1907. A new species of *Splachnobryum*, with notes on the genus (*Bot. Gaz.*, **45**, 81-85).

[illegible]mar (M.). 1923. Musc. Fl. Buitenz. (in Engler and Prantl, 1924 ed.).

[illegible]r (C.). 1901. Genera muscorum frondosorum. E. Kummer, Leipzig. [illegible]6.

[illegible]ier (H.), 1884. — Études sur le péristome, 3e article. Splachnacées (*Rev. Bryol.*, **11** (6), 81-87).

[illegible]. Études sur le péristome. Huitième article (*Splachnobryum Boivini*) (*Rev. Bryol.*, **17** (1), 8-12).

[illegible] (Geneva), 1935. Splachnaceae, in Grout, Moss flora of North America north of Mexico. Vol. II, page 92.

[illegible]OBERGER (Irma), 1948. Additional mosses of Stone Mountain, Georgia (*Bryol.*, **51**, 32).

[illegible] SUGRUE (Ruth O.) (Breen), 1945. Mosses of Stone Mountain, Georgia (*Bryol.*, **48**, 29-33).

[illegible]ARTRICHEN (F.), 1827. Species muscorum frondosorum. Suppl. 2, [illegible]2. Leipzig.

[illegible]ioa (L.), 1941. Complement au catalogue des Mousses de Cuba et révision de plusieurs genres (*Mem. Soc. Cubana Hist. Nat.*, **13**, 274-276).

Williams (R. S.). 1935. *Splachnobryum Kuneri* sp. nov. (*Bryol.*, **38**, 92-94).

Source MNHN, Paris

# A revision of the genus *Radula*. Part II. Subgenus *Acroradula*. Section 4. Marginatae

by H. Castle (1)

---

Marginatae : plants with leaves bearing a distinct border of specialized cells : (1) the border consisting of 1-2 rows of small hyaline cells usually restricted to the apical portions of all leaf elements or (2) the border composed of several rows of small pigmented cells with relatively thick walls restricted to the lobes of the vegetative leaves and of the bracts (3, p. 19).

Key to the species

Border of specialized cells consisting of 1-2 rows of hyaline cells restricted to the apical portions of the lobe and lobule of the vegetative leaves and of the bracts and also present on the mouth of the perianth . . . . . *Radula limbata* Schiffner

Border of specialized cells consisting of several rows of small, heavy-walled, pigmented cells restricted to the lobe of the vegetative leaves and of the bracts, absent from the mouth of the perianth. . . . . *Radula marginata* (Tayl.) Mitten

*Radula limbata* Schiffner, Oesterr. bot. Zeitschr., 63, 113, 1913

*Radula ovata* Schiffner (not *Radula ovata* Jack), Oesterr. bot. Zeitschr., 51, 117, 1901.

*Radula Wichurae* Stephani, Species Hepaticarum, 4, 168, 1910.

Plants usually olive-green in the dried condition : stems 0.18 mm. in average width and 2-3 cm. in length, pinnately branched, the branches 0.15 mm. in average width and 3-12 mm. in length, an occasional branch assuming stem-like growth : leaves of the main axis imbricate, the keel always incurved : dorsal lobe 1.65 × 1.1 mm., broadly ovate, concave, the margin entire, the apex broadly rounded, the base free about one-half its length, the free portion rounded and extended across the axis and occasionally somewhat beyond, the line of attachment curved; ventral lobe 0.75 × 0,65 mm., more or less ovate, the apex broadly rounded, the base free about one-half its length, the free portion rounded, usually not auriculate and extended one-half to the entire distance

(1) Yale University, Department of Botany, Osborn Botanical Laboratory, New Haven, Connecticut.

Source MNHN, Paris

across the stem, the line of attachment curved, rhizoids usually numerous on a mammilliform outgrowth near the base of the carinal region ; leaf cells mostly uniformly thin-walled ; cells of the lobe margin 7 × 7 μ,

Fig. 1. — *Radula limbata* Schiffner. — A. Portion of the vegetative structure, ventral view, × 15. — B. Leaf of the main axis, dorsal view, × 15. — C. Portion of the apical region of the dorsal lobe showing a single row of marginal, hyaline cells, × 285. — D. Male inflorescence, ventral view, × 15. — E. Female « flower » borne on a short branch with a single innovation, ventral view, × 15. — F. Female inflorescence, with perianth, ventral view, × 15. — A, B, C and E were drawn from the type material of *R. Wichurae* St ; D from the material collected by Carreiro, No. 704 and F, No. 709.

cells of the median portion of the lobe 26 × 20 μ and cells of the basal portion 30 × 17 μ ; leaves of the branches essentially like those of the main axis : dioicous ; male inflorescence amentiform, and occupying the

Source MNHN, Paris

position of a branch of the first or second order, terminal or occasionally with vegetative proliferation at the tip and becoming intercalary, bearing 3-6 pairs of bracts, the bracts closely imbricate, the keel strongly arched; dorsal lobe 0.75 × 0.15 mm., the apex broadly rounded; ventral lobe 0.6 × 0.3 mm., subquadrate, the apex bluntly angled, the base free one-fourth to three fourths its length the free portion slightly rounded and extended one-half to three-fourths the distance across the axis; female inflorescence terminal on the branches of the first and second orders, with or without subfloral innovations, the innovations short and sterile; bracts divergent and similar in size to the vegetative leaves of the same axis, the keel incurved; dorsal lobe 1.5 × 0.9 mm., narrowly ovate, the apex rounded, the base only slightly rounded and not at all extended; ventral lobe 1.0 × 0.8 mm., narrowly ovate to subrectangular, the apex rounded, the base rounded and not broadly extended; perianth 2.4 mm. in length and 1.3 mm. in width, short rectangular in outline, strongly flattened, the mouth compressed, two-lipped, the lips usually entire and slightly undulate in some cases; mature sporophyte not seen; special means for vegetative propagation wanting; cells of the margins of the apical regions of the dorsal and ventral lobe of the vegetative leaves and of the male and female bracts and the lips of the perianth with a border of one to two rows of small hyaline cells.

Type locality. Ins. Madeira; Funchal, Curralinho 600-700 m.; leg., 27, III, 1900 (Bornm. exs. mad. Nr. 183). Madeira; Ribeiro frio, Levada, VII, 1900 (Bornm. Nr. 160, pl. ♂, sine Nr. sterilis).

Habitat and distribution: growing on wet stones, 600-700 m (the only record of the elevation at which this species grows is given in connection with the holotype); known from the Azores and Madeira.

Illustrations: SCHIFFNER, V. Oesterr. bot. Zeitschr., 63, 444, 1913. STEPHANI F., Icones Inedit. as *Radula Wichurae* St. (11, No. 56).

Specimens examined. Madeira: Funchal, Curralinho, 600-700 m., 1900, J. BORNMÜLLER, No. 183, as *Radula ovata* Jack (FH) (8, p. 169-205) and ex Herb. Dr. H. REIMERS, Berlin-Dahlem, the Holotype; Ribeiro Frio, Levada, 1900, J. BORNMÜLLER, No. 160, as *Radula ovata* Jack, ex Herb. Dr. H. REIMERS, Berlin-Dahlem, the Paratype. Azores: Sao Miguel, 1898, CARREIRO, No. 701 (YU, G), No. 704, as *Radula lindbata* Schiffn. (YU) and No. 709, as *Radula ovata* Jack (YU); pans de basalt verticaux, Lagoa do Congro, 1937, V. and P. ALLORGE, Iter Azoricum (Rad. 8), as *R. Wichurae* St. (YU, PC); on rocks, Ponta Delgada, 1914, A. W. EVANS, as *Radula limbata* Schiffn. (YU); Flores, grands rochers basaltiques ombragés, Ribeira da Cruz, 1937, V. and P. ALLORGE, Iter Azoricum, without number (YU, PC); four additional collections from the island of Flores have been cited by V. and P. ALLORGE in 1948 (1, p. 146); Graciosa, without definite locality, 1903, CARREIRO, No. 701 a. as *Radula limbata* Schiffn. (YU); without definite locality, date or number, Col. CHAVEZ, as *Radula Lindbergiana* Gottsche, Herb. Mont. (PC); without definite locality, date or number, WICHURA, the Type of *Radula Wichurae* Stephani.

In 1901 SCHIFFNER identified as *Radula ovata* Jack (10, p. 117) several collections made by BORNMÜLLER in 1900 [illegible] the island of Madeira. *Radula ovata* Jack, however, was later shown [illegible] with *Radula Lindbergiana* Gottsche (5, p. 98) by STEPHANI and was reduced to that

Source: MNHN, Paris

species as a synonym by him in 1910 (13, p. 191) in the fourth volume of the Species Hepaticarum. In 1913 SCHIFFNER described *Radula limbata* as a new species (11, p. 143) basing it on the same collections which had been referred previously by him to *Radula ovata* Jack. In the discussion which accompanies his description of this species, he has indicated that it differed from all other European species of *Radula* by its greater size, by the form of the lobule and by the presence of two rows of small hyaline cells on the margin of the apical regions of the leaf elements. This modification of marginal leaf-cells occurs in certain epiphyllous Lejeuneae of the tropics but is, so far as is known at present, developed in only two species of *Radula*: *Radula limbata* Schiffner of Madeira and of the Azores and *Radula marginata* (Tayl.) Mitten (9, p. 151) of New Zealand.

SCHIFFNER concluded his account with a comment concerning *Radula Wichurae* of STEPHANI (13, p. 168) also based on material from the Azores. He stated that he had not seen the STEPHANI species and, if the description was correct, *Radula Wichurae* could not be identified with his species. The type material of *Radula Wichurae*, preserved in the herbarium of STEPHANI in Geneva, however, has been found to possess all the characters of *Radula limbata* including the specialization of marginal cells of the leaf elements. This character obviously had been overlooked by STEPHANI as he made no mention of it in his description. Since the STEPHANI species differs in no way from *Radula limbata* it is here reduced to a synonym of that species.

The two collections made by P. and Mme ALLORGE in the Azores in 1947 (grands rochers basaltiques ombragés, Ribeira da Cruz, Flores, No. 23 and rochers basaltiques ombragés, Ribeira Quente, Sao Miguel, No. 21) are the same. These plants agree essentially with the SCHIFFNER species in most vegetative characters but differ from it in that they lack the marginal hyaline cells of the apical regions of the leaf elements. It is possible that the margin of hyaline cells, which presumably must appear somewhat late in the ontogeny of the leaf, may not always develop and that these two collections may be regarded as atypical examples of *Radula limbata* Schiffner. On the other hand they may represent an undescribed species closely related to *Radula limbata* and similar to it in all vegetative features except the leaf-cell character. A definite disposition of these two collections has been deferred.

*Radula marginata* (Tayl.) Mitten in J. D. HOOKER, Flora Novae Zelandiae, Part II, Vol. 2, 154, 1855.

*Jungermannia marginata* Taylor. Lond. Jour. Bot., **3**, 566, 1844.

Plant dark olive-green in the dried condition, frequently tinged with purple; stems 1-8 cm. in length and 0.2 mm. in average diameter, often darkly pigmented, irregularly pinnately branched, the branches 0.5-1 cm. in length and 0.15 mm. in average width; leaves of the main stem imbricate, the keel short and incurved; dorsal lobe 1.6 × 1.3 mm., broadly ovate to rotate, concave, the apex broadly rounded, the base free one-half its length, the free portion rounded, not auriculate, and extended about one-half the distance across the axis, the line of attachment arcuate straight; ventral lobe 1.0 × 0.55 mm., elongate, the apex narrowly rounded, the base free about one-half its length, the free portion

Source: MNHN, Paris

rounded, often slightly auriculate and extended one-half to three-fourths the distance across the axis, the line of attachment slightly curved; cells of the median portion of the lobe uniformly thin-walled, those of

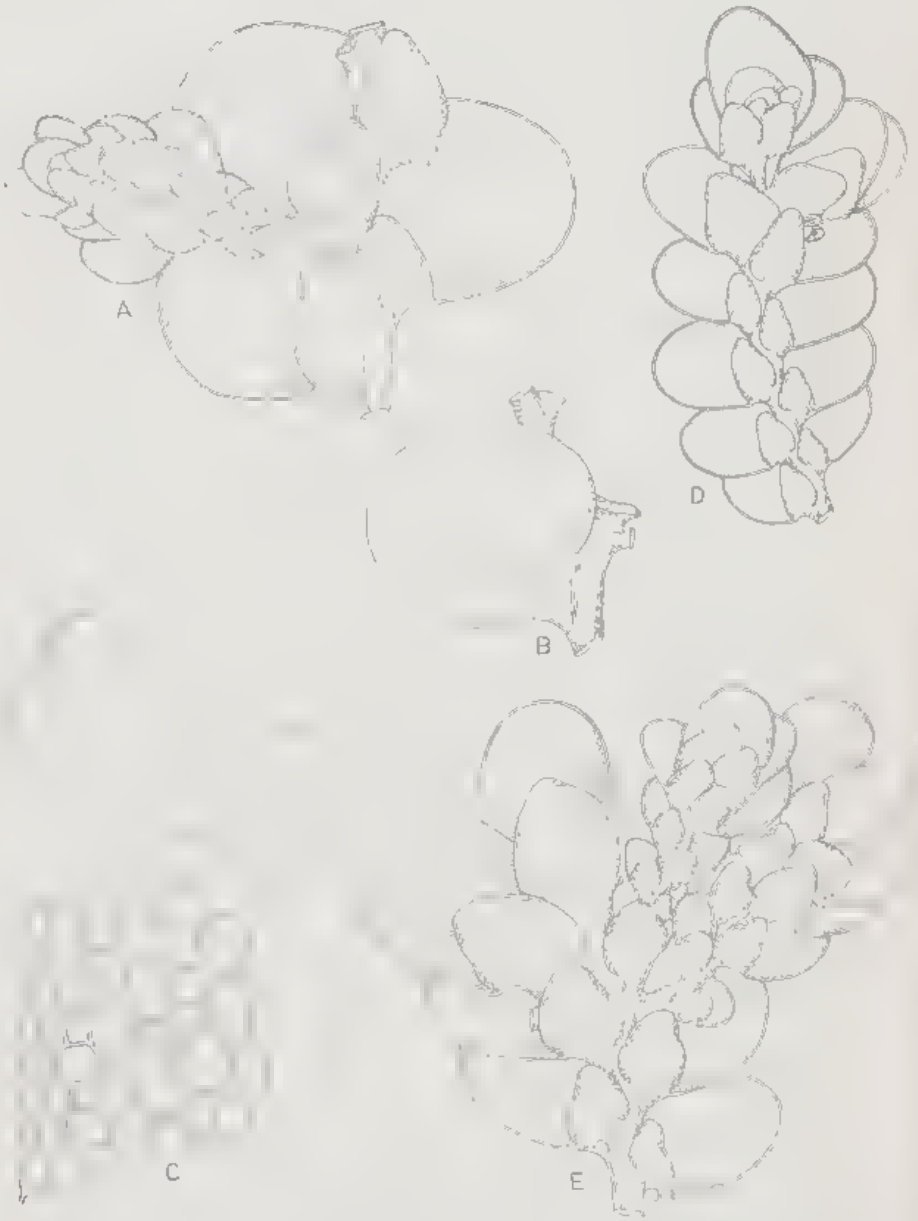



FIG. 2. — *Radula marginata* (Tayl.) Mitten. — A. Portion of the main axis with a male inflorescence in the position of a branch of the first order, ventral view, × 15. B. Single leaf of the main axis, dorsal view, × 15. — C. Cells from the marginal region of the lobe, × 285. — D. Branch with female « flower » and two subfloral innovations, ventral view, × 15. E. Female inflorescence with perianth, ventral view, × 15. — A and B were drawn from the specimen of Gottsche (Herb. J) and C, D and E from the type collection.

the margin (2-3 rows) specialized, 10 × 7 μ, relatively heavy-walled and somewhat deeply pigmented, forming a conspicuous marginal band, cells of the median portion of the lobe 20 × 17 μ, those of the basal

Source MNHN, Paris

[illegible] 32 × 17 μ; leaves of the branches essentially like those of the [illegible] axis; dioicous: male inflorescence terminal on short axes of the [illegible] order, occasionally proliferating at the tip and the inflorescence becoming intercalary, bearing 2-8 pairs of bracts, the bracts densely imbricate, the keel strongly arched and inflated; dorsal lobe 0.8 × 0.5 mm., the apex broadly rounded; ventral lobe 0.6 × 0.1 mm., the apex bluntly angled, the base free about one-half its length, the free portion extended about one-half the distance across the axis: female inflorescence terminal on the branches of the first and second orders, usually with a single subfloral innovation, occasionally with two; the bracts somewhat narrower than the vegetative leaves of the fertile branch, the keel slightly incurved; dorsal lobe 2 × 1 mm., narrowly ovate, the apex rounded; ventral lobe 1.5 × 0.75 mm., the apex bluntly angled, the base rounded: perianth 4.5 mm., in length and 1.0 mm., in width, linear, somewhat ridged or plicate, heavily pigmented toward the base, the mouth conspicuously two-lipped, the lips usually divided by a somewhat deep cleft in the median (suture) line, the margin undulate or coarsely crenate: nature sporophyte not seen: special means for vegetative propagation apparently lacking.

Type locality: New Zealand.

Habitat and distribution: on wet rocks, without information regarding the elevation of the habitat; known only from New Zealand.

Illustrations: Stephani, F., Icones Inedit., No. 251 (YU).

Specimens examined. New Zealand: without definite locality or number, 1841, J. D. Hooker, the Type (YU, G); without definite locality, date, number or name of the collector (YU, K) and « ded. Gottsche » in Herb. Jack (YU, G); without definite locality, date or number, Dr. Andrew Sinclair (4, p. XXVI, 7, p. 11* and 12, p. 185) (YU, K); without definite locality or number, 1863, Mantell (YU, K); without definite locality, 1870, Knight (7, p. 12*) in Herb. Jack (YU, G). Great Barrier Island, without date, T. Kirk (4, p. XXX), No. 160 (YU, G) Auckland, 1895, T. F. Cheeseman, No. 5 (YU, G); wet rocks, Waiheke Island, 185[illegible], Dr. Juliffe (7, 11*) (YU, K).

The hepatic material from New Zealand, collected during the course of the voyage of H. M. Discovery Ships Erebus and Terror, was prepared for publication largely by Dr. Thomas Taylor and his account, under joint authorship with Sir Joseph Dalton Hooker, appeared in the third volume of the London Journal of Botany of the year 1844. According to Hooker (7, p. 198-199), however, Taylor was not fully qualified for this work and he deplored Taylor's « precipitancy » to publish, his carelessness with its resulting confusion and, particularly, his failure to return the material for preservation to the « Hookerian Herbarium ». The Taylor account was soon revised by William Mitten, a more experienced and more mature student of the hepatics. Mitten, in his treatment of this material, which appeared in the Flora Novae Zelandiae published in 1855, was able to correct many of Taylor's errors and « rediscover », by means of what remained of the original material supplemented by later collections, many of the species that had been « lost » by Taylor. In connection with the species under consideration it is apparent that it was Mitten who actually transferred *Jungermannia marginata* to the genus *Radula* and, accordingly, the authority for the new combination

Source MNHN, Paris

more properly should be (Tayl.) MITTEN and not « Hook. fil. et Tayl. » as it appears in the Flora Novae Zelandiae.

## LITERATURE CONSULTED


1. ALLORGE (V. and P.), 1948. — Végétation bryologique de l'île de Flores (Açores) (*Rev. bryol. et lichénol.*, **17**, 126-164).
2. BLAKE (S. F.) and ATWOOD (Alice C.), 1942. — Geographical Guide to Floras of the World. Part I., U. S. D. A., Misc. Pub. No. 401, 1-336. Washington.
3. CASTLE (H.), 1937. — A Revision of the Genus *Radula*. Introduction and Part I. Subgenus *Cladoradula* (*Ann. Bryolog.*, **9**, 13-56, fig. 1-15).
4. CHEESEMAN (T. F.), 1925. — Manual of the New Zealand Flora, 1-1163, Index. Wellington.
5. GOTTSCHE (C. M.), 1864, in HARTMAN (Carl). — Handbok i Skandinaviens Flora. Ed. IX, Part II, I-XII, 1-120. Stockholm.
6. HOOKER (Sir Joseph Dalton) and TAYLOR (Thomas), 1844. — Hepaticae Novae Zelandiae et Tasmaniae, .. .. III. Species of New Zealand (*Lond. Jour. Bot.*, **3**, 556-582).
7. — 1867. — Handbook of the New Zeland Flora, 1*-15*, I-LXVIII, 1-798, Index.
8. LANJOUW (J.) and STAFLEU (F. A.), 1956. — Index Herbariorum, Part. I The Herbaria of the World, p. 1-224, Utrecht.
9. MITTEN (William), 1855, in HOOKER (J. D.). — The Botany of the Antarctic Voyage of H. M. Ships Erebus and Terror in the Years 1839-1843 under the Command of Capt. Sir James Clark Ross by J. D. HOOKER, London, 1844-1860, Part II, Vol. 2, Hepaticae, p. 125-172.
10. SCHIFFNER (V.), 1901. — Ein Beitrag zur Flora von Madeira, Teneriffa und Gran-Canaria. Verzeichniss der von J. BORNMÜLLER im Jahre 1900 auf Madeira und Teneriffa gesammelten Bryophyten. I. Hepaticae (*Oesterr. bot. Zeitschr.*, **51**, 113-132).
11. — 1913. — Über einige kritische Arten der Gattung *Radula* (*Oesterr. bot. Zeitschr.*, **63**, 441-445, fig. 1).
12. STEENIS-KRUSEMAN (M. J. van), 1950. — Malaysian Plant Collectors and Collections, *in* Flora Malesiana, Ser. I, Vol. 1, pp. ICLII, 1-639. Haarlem.
13. STEPHANI (Fr.) (1900-1912), 1910. — Species Hepaticarum, Vol. IV, p. 1-824, Index. Genève et Bâle.
14. — Genera Hepaticarum. Icones Hepaticarum, unpublished. Tracings constituting a complete set of the original drawings are preserved in the EVANS Bryological Library, Yale University, New Haven, Connecticut, U.S.A.


Source MNHN, Paris

# Sobre el hallazgo del género *Riella* en Sudamérica

por Gabriela G. Hassel de Menendez (1)

Las notables plantas que representan este género (orden Sphaerocarpales, familia Riellaceae), habian sido halladas, a través de sus diecisiete especies, en el Sur de Europa (España, Francia, Suiza), Norte América (Texas, S. Dakota), Norte de Africa (centro probable de dispersión, con numerosas especies endémicas), Sur de Africa, India, Turquestán y crece poco también en Australia. Con el hallazgo de una especie de *Riella* a orillas de la Laguna Brava, Prov. de Buenos Aires, Argentina, en un viaje realizado últimamente, se amplia hasta Sudamerica la distribución geografica conocida de este género. Por lo tanto juzgo interesante comunicar esta novedad.

Estas Hepáticas se encuentran sumergidas, a veces temporariamente descubiertas, y fijas en el lecho o orillas de lagunas, zanjones, arroyos, en lagunas tranquilas o corrientes de pH 7-8, carbonatadas o salobres, entre Characeae y pequeñas Fanerogamae. La especie hallada, cuya descripción doy a continuación, es la siguiente :

*Riella americana* Howe et Underwood, Bull. Torrey Club 30 : 218, pl. 11 y 12, fig. 21-22, 1903. Figura 1, lámina 1.

Plantas dioicas. Talo erecto o decumbente, circinado hasta helicoidal, de 10 a 25 mm de alto, ramificado 2 a 3 veces dicotómicamente, raras veces con inovaciones ventrales, diferenciado en tallito y lámina unilateral. Tallito de sección elíptica, de 190 a 330 μ de espesor, formado por 12 a 13 células por diámetro mayor y 9 a 10 células por diámetro menor. Lámina de 1 a 2 mm de ancho, que disminuye de tamaño hacia el ápice, entera, ondulada, formada por una sola capa de células de 14 a 15 μ de diametro en porciones adultas, con células con oleocuerpos. Escamas ventrales y laterales que rodean al tallito peltadas, de formas variadas, frecuentemente aovadas, lanceoladas. Lámina en la base del tallito generalmente defectuosa. Rizoides lisos.

Anteridios solitarios, en cavidades sucesivas, hasta 70, alineadas sobre el borde libre de la lámina, con orificios en el mismo.

Arquegonios solitarios, dispersos sobre el tallito, entre las escamas, desnudos cuando jóvenes, apenas rodeados en la base por un anillo de

(1) Dra. Gabriela Hassel de Menéndez. — Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia». Dep. Botanica. Avda Angel Gallardo 470, Buenos Aires, Argentina.

Source MNHN, Paris

células, que, cuando se fecunda el arquegonio, crece en forma de un involucro piriforme, alcanzando hasta 1,5 mm. de largo; involucros lisos con papilas en el borde del poro.

Esporofitos solitarios, 1 a 5 en cada rama; cápsula castaña, esférica u ovoide, de aproximadamente 1 mm de diámetro; pared formada por dos estratos de células, sin engrosamientos. Pié corto, ensanchado, pedúnculo de 200 μ de largo.

Esporos castaños, de 81 a 115 μ de diámetro (incluyendo las ornamentaciones), erizados hasta verrucosos, con numerosas espinas en la superficie esférica, de 9,6 a 16,8 μ de alto, truncas en los extremos distales, a veces ensanchadas o curvas, nacen del retículo tenue formado por crestas bajas. Entre aquellas hay otras verrugas pequeñas, menos numerosas, de 2,5 a 1 μ de alto, agudas, semejantes a las de la superficie opuesta, que corresponde a las tres superficies triangulares de contacto de la tétrada de esporos original.

Reproducción vegetativa abundante por medio de propágulos pandurados, formados por una lámina de una célula de espesor, con numerosas células con oleocuerpos; se originan a partir de protuberancias liliformes entre las escamas. Una vez desprendidos de la planta madre, se fijan con la porción distal, diferenciándose a medida que crece la nueva planta, en la parte basal, el tallito.

Esta descripción, basada en los ejemplares argentinos, difiere apenas de la original de Howe y Underwood; existen solo diferencias poco importantes en el tamaño, como ser, la longitud del talo, que en los ejemplares norteamericanos es de 10 a 30 mm de alto, el ancho de la lámina indicada como de 2 a 5 mm, el mayor número de cavidades anteridiales, el mayor número de esporofitos por rama y el mayor tamaño de los esporos, de 100 a 130 μ de diámetro, cuyas espinas miden 10 a 21 μ de largo. Hago notar que los ejemplares hallados en la Laguna Brava, emergían del sustrato, formado principalmente por Diatomeas, estaban al descubierto, o cubiertas por unos 10 cm de agua. Por las características de los esporos y la conformación de las plantas en general, considero que forman parte de *Riella americana* Howe et Underwood.

Esta especie se incluye en el subgénero *Euriella* Porsild, o sección *Laevigatae* Allorge, en las que se agrupan aquellas cuyos involucros están desprovistos de crestas longitudinales.

*R. americana* se diferencia de las demas especies dioicas semejantes del mismo subgénero, por lo siguiente: *R. capensis* del Sur de Africa, es más grande y más ramificada, tiene hasta 100 anteridios por rama, 50 arquegonios, y los esporos son de 80 μ de diámetro; las espinas rectas y agudas apenas miden 8 μ de alto, la superficie interna del esporo solo presenta unas cuantas espinas.

*R. echinospora* del Sur de Africa, tiene un tamaño mayor, no es ramificada; sus esporos miden alrededor de 100 μ y las espinas rectas, agudas, de la superficie esférica son de 13,2 μ de alto, mientras que las de la superficie interna son de 6,6 μ. El retículo está apenas esbozado. Esta especie es posiblemente la más afín a *R. americana*.

Source: MNHN, Paris

LÁMINA I. *Riella americana* Howe et Underwood. 1 : Planta masculina. 2 : Planta femenina con un esporofito y paraginos caídos sobre los rizoides. 3 : Dos plantas jóvenes en las que comienza la diferenciación en lámina y talluto. 10 (Madrid) : Laguna Brava, leg. Hassel de Menéndez nº 312 (BA 1º 0705).)

Source MNHN, Paris

Planche I. — *Riella americana* Howe et Underwood. A-I : Talus femenins con esporofitos. D-E : Talos estéril con escamas ventrales, laterales y propágulos. J : Talo masculino. G-I : Detalle de varios esporofitos con sus correspondientes involucros. J-K : Esporas ; J : Superficie interna correspondiente a las tres prolongaciones superficiales del tetraedro, K : superficie esférica. L : Detalle del corte transversal a través del talo masculino, a la derecha talluto con escamas ventrales y laterales, y propágulos ; en el margen la lámina ; a la izquierda cavidad anterídial con anteridios. M : Sección óptica a través de las cámaras anteridiales en el plano de la lámina. N : Detalle del corte transversal de un talo femenino con un esporofito. O : Detalle de las papilas apicales del involucro. P : Detalle de las células de la lámina. Q : Arquegonio, en la base el futuro involucro. R : Escama ventral. — S-T : Escamas laterales. U : Esquema del rodamiento de un propágulo, *a* extremo proximal, *b* extremo distal. (Mallorca : Laguna Brava, leg. Hasskarl de Manen 1902 n° 312 (BA ! 7053).)

Source MNHN, Paris

*R. helicophylla* de Europa y Africa, mide hasta 10 cm de alto, sus escamas son lanceoladas; los esporos miden 80 a 100 μ, y las espinas, menos numerosas, de 10 μ de largo, son ensanchadas y excavadas en los extremos.

*R. habophylla* de Australia tiene los involucros en fasciculos, de pedúnculos breves o largos; sus esporos son menores a los de *R. americana* dado que solo miden 62 a 72 μ, su reticulo es muy tenue y las espinas subalternadas, de ápice obtuso-truncado solo alcanzan a medir 1 a 5 micrones.

Distribución geográfica: Estados Unidos de Norte America: Texas, South Dakota, Argentina.

Material estudiado: Argentina. Prov. de Buenos Aires: Laguna Brava, leg. Hassel de Menéndez 7-XII-1957 nº 312 (BA C 9795); Laguna Brava, leg. C. Carl de Dentlbeng: 5-II-1958 (BA C 9945); Laguna Brava, leg. Hassel de Menéndez 5-IV-1958 nº 378 (BA C 9916). Estados Unidos de N. América: Limpia Cañon leg. Earle & Tracy 25-VIII-1902 (tipo de *R. americana* Howe et Underwood) (NY); Texas, Limpia Creek, leg. Studhalter 21-VII-1931 nº S 1955 (NY).

## Bibliografia


1. Allorge (P.). *Riella* (*Die Pflanzenareale*, 3 (5), 45-47, 1932).
2. Banwell (A. D.). A new Species of *Riella* from Australia (*Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1 (5), 477-478, 1 fig., 1951).
3. Cavers (F.). A new species of *Riella* (*R. cupressis*) from S. Africa (*Rev. Bryol.*, **30**, 81-84, 1 pl., 1903).
4. Frye (T. C.) et Clark (L.). Hepaticae of North America (*Univ. Washington Publ. Biol.*, 6 (1), 1-168, 1937).
5. Howe (M. A.) and Underwood (L. M.). The genus *Riella* (*Bull. Torrey Club*, **30**, 214-224, 1903).
6. Müller (K.) (Krith. Br.). Die Lebermoose Europas (Musci hepatici) in Rabenhorst's Kryptog. Flora, 3 ed., **6** (2), 161-320, 1951.
7. Proskauer (J.). Sphaeroarpales of South Africa (*Jour. South African Bot.*, **21** (2), 63-75, 1955).
8. Studhalter (R. A.). Germinations of spores and development of juvenile thallus of *Riella americana* (*Bot. Gaz.*, **92**, 184-185, 1931).
9. The foot of *Riella americana* and its relation to nutrition of the sporophyte (*Bot. Gaz.*, **103**, 633-650, 1942).
10. Studhalter (R. A.) and Cox (M. E.). The lateral leaf scale of *Riella americana* (*Bryologist*, 44, 19-27, 1941).
11. The ventral scale of *Riella americana* (*Bryologist*, **44** (2), 31-39, 1941).
12. The gemma of *Riella americana* (*Bryologist*, **43**, 141-157, 1940).
13. The gemmaling of *Riella americana*. I. (*Bryologist*, **44**, 79-93, 1941).
14. The gemmaling of *Riella americana*. II. (*Bryologist*, **45**, 49-62, 1942).
15. Taylor (J.). A new Australian hepatic (*Kew Bull.*, **1954** (1), 45-47, 1954).
16. Wigglesworth (G.). South African species of *Riella* including an account of the development stages of three of the species (*Linn. Soc. Jour. Bot.*, **51**, 309-332, 58 fig., 1937).


Source MNHN, Paris

# Mousses récoltées au Vietnam, dans la province de Thuyen-Duc.

## (Monts Lang-Bian et environs de Dalat)

par Mme S. Jovet-Ast et P. Tixier

Les premières reconnaissances de Yersin dans la région de Dalat datent de 1890. L'exploration botanique commence vers 1900.

Les premières récoltes bryologiques ont été l'œuvre de Micholitz (1905) et d'Eberhardt (1907). En 1925 seulement, de nouvelles récoltes furent faites par Évrard. Plus récemment, M. Schmid (1952-1956) compris cette région dans son territoire d'études qui s'étend jusqu'au Haut-Donnai et au Darlac.

E. Poilane (1922) récolta de Dran à Nhatrang à travers la chaîne du Bi-Doup, reliant ainsi les itinéraires botaniques de la région de Dalat à ceux des régions montagneuses de l'arrière pays de Nhatrang où Krempf (1912-1914, vallée de la Dong-Nam) et Vincens (1919, Hon-Ba) ont collecté des Mousses.

Les monts Lang-Bian, constitués par les masses dacitiques s'élevant à 2.163 m, correspondent, pour les naturalistes, à la partie la mieux connue du Sud Indochinois. Au N, on peut limiter le massif au méridien 13°10' lat. N, soit aux vallées de la haute Da Deung et du haut Da-Sar. Sauf au SE, la cote 1.500 représente, pour la végétation, une limite au-dessous de laquelle on ne trouve que des plantes herbacées.

Les données climatologiques de Dalat-ville sont les suivantes : température moyenne, 18°1 ; degré hygrométrique, 83,8 % ; pluviosité, 1.814 mm/an. Elles correspondent, si l'on adopte la classification de Bagnouls et Gaussen, à un climat thermoxérochiménique atténué, caractérisé par 3 mois secs et par un indice xérothermique x = 59.

Les Mousses énumérées ci-dessous vivaient surtout dans la forêt dense et dans la forêt claire. La flore bryologique de la pinède reste assez pauvre, mais elle existe. Signalons une station particulièrement riche : le tronc des Merisiers plantés comme arbres d'alignement le long des rues de Dalat. Les espèces *nouvelles pour le Vietnam* sont indiquées par un astérisque (*).

*Fissidens anomalus Mont. Lang-Bian, sur branchettes. *Distribution* : Sikkim, Khasia, Nilghirris, Ceylan, Java.

Source MNHN, Paris

DISSIDENS AREOLATUS Griff. Base du Lang-Bian, flanc S, au sol, en mélange avec *Ditrichum nigrimule*. *Distribution* : Sikkim, Khasia, Birmanie, Thailand, Vietnam, Peninsule malaise, Indo-Malaisie, Philippines, Japon, Formose.

*DISSIDENS MITTENII Par. Lang-Bian, vers 1.900 m, sur le talus du ruisseau, à l'ombre, sur la terre argileuse rouge. *Distribution* : Ceylan, Birmanie, Thailand, Singapour, Sumatra, Java, Philippines, Formose.

MICROBRYUM ANNAMENSIS Par. et Broth. Lang-Bian, vers 1.900 m, sur le sol. *Distribution* : Annam.

LAMPYLOPUS ANNAMENSIS Par. et Broth. Lang-Bian, en forêt dense, sur écorce. Trouvé par EBERHARDT sur les rives du Cam Ly.

*LAMPYLOPUS EBRIOIDES Griff. Piste de Tournom, 1.300 m alt., en coussinets sur les arbres de la forêt dense et sèche. *Distribution* : Khasia, Nepal, Ceylan, Java.

*MICRAMBLYSTIUM DIDYMODON (Mitt.) Par. Lang-Bian, 1.900 m alt., en bordure de forêt dense, sur souche. *Distribution* : Himalaya.

MICRANDELOMA FRAGILE (Hook.) Broth. Mandines, sur tronc, en forêt dense. *Distribution* : Nepal, Khasia, Assam, Nilghirris, Birmanie, Annam, Luzon.

*MICRANDELOMA LEUCOPHYLLUM (Hampe) Par. Base du pic du Lang-Bian, épiphyte en forêt dense. C'est une forme très pâle, à feuilles bordées, à la partie supérieure, de dents relativement peu profondes. *Distribution* : Ceylan, Perak, Malakka, Sumatra, Java, Philippines.

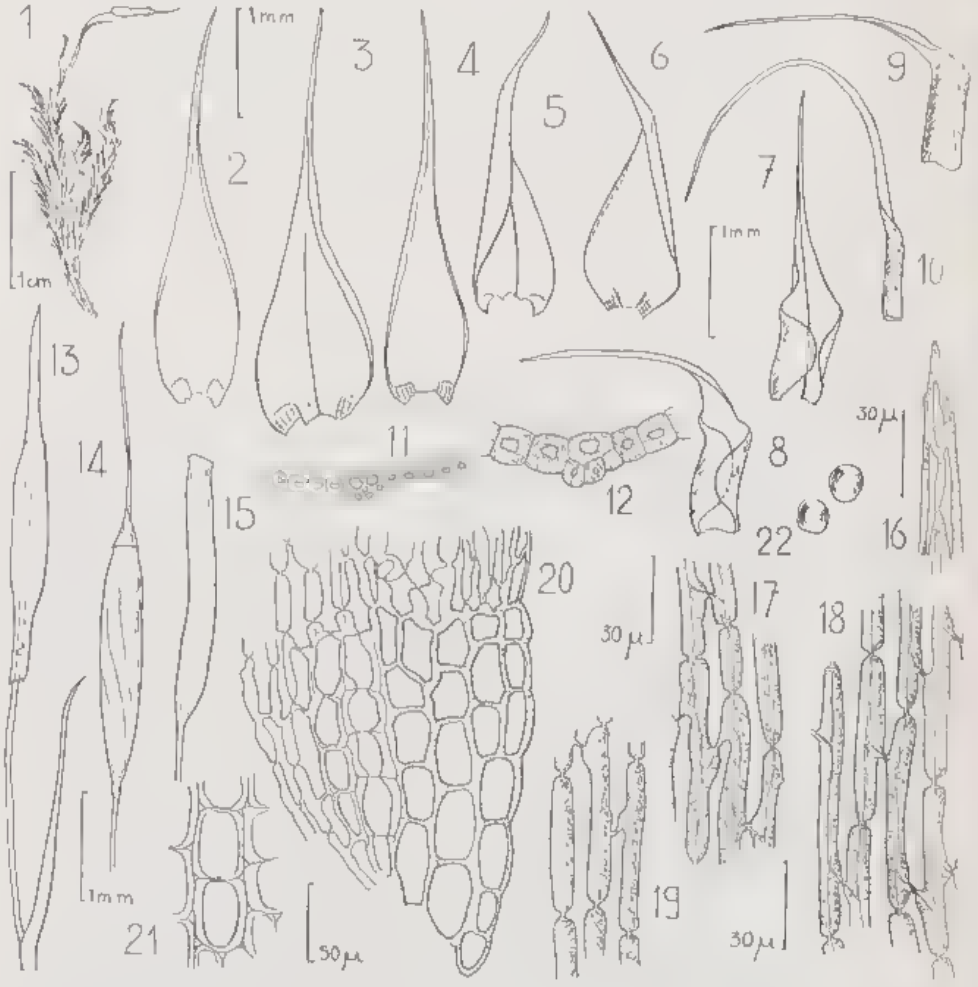
**BRAUNFELSIA AENEA** nov. sp. (fig. 1).

*Descriptum* : *Planta dioica, erecta aurata, intus fusca. Caules* ad 4 *cm longi. Folia erecta*, 3,5-4 *mm longa, superiora arcuata, marginibus integris inferne*; *costa saepe nulla, interdum supra* 2/3 *folii vel infra apicem folii evanida*; *cellulae* 39-45 $\mu \times$ 33 $\mu$, *parietibus valde incrassatis, ubique subquadratae et flammeo-fuscae. Folia perichaetii vaginantia, longe acuminata. Seta* 12 *mm longa. Theca cylindrica, erecta, fulva*, 2,5 *mm longa. Operculum* 1,5 *mm longum, longe rostratum. Peristomium nullum.*

Dioïque. En coussinets denses, d'un beau jaune d'or à l'extérieur, brun âtres à l'intérieur. Tiges longues de 4 cm. environ, simples ou ramifiées. Feuilles dressées, devenant, au sommet de la tige, arquées et toutes tournées d'un même côté ; longues de 3,5-4 mm, larges, à la base, de 1 mm ; graduellement rétrécies depuis la base et se terminant en un acumen assez long et fin ; marge entière ou portant, au sommet, quelques dents à peine indiquées, incurvée dans les 2/3 supérieurs ou presque jusqu'à la base. Oreillettes bien individualisées, d'un brun orangé, formées de 5-7 rangées de 6 cellules chacune ; cellules à parois très épaisses, carrées ou courtement rectangulaires, mesurant 39-45 $\mu \times$ 33 $\mu$ ; base de la feuille, entre les oreillettes, jaune orangé. Nervure, le plus souvent absente ; parfois très nette mais disparaissant au-dessus du 1/3 supérieur (dans ce cas, les feuilles sont localisées vers le bourgeon terminal et

Source MNHN, Paris

leur marge s'enroule fortement) ; ou atteignant les 2/3 de la feuille, ou, le plus souvent, disparaissant très loin dans l'acumen ; il semble que ces feuilles à longue et fine nervure se trouvent, généralement, sous l'inflorescence ♀. Sur une section transversale des feuilles nervées, la nervure apparaît, formant un groupe de 3-5 cellules un peu plus petites




*Braunfelsia aenea*. — 1 : une plante portant un sporogone. 2-6 : feuilles avec ou sans nervure. 7-10 : feuilles périchétiales. 11 et 12 : sections transversales de feuilles au niveau de la nervure. 13 : un sporogone encore recouvert de sa coiffe. 14 : capsule. 15 : urne à maturité (l'opercule est lombé). 16 : apex d'une feuille. 17 : cellules foliaires de la partie moyenne. 18 : cellules foliaires un peu au-dessus des oreillettes. 19 : tissu basal de la feuille, entre les oreillettes. 20 : une oreillette. 21 : 2 cellules d'une oreillette. 22 : spores.

que les cellules du limbe foliaire. Cellules des feuilles à parois jaune clair, très épaisses et munies de pores très apparents, longues de 65-100 µ, larges de 11-15 µ. Feuilles périchétiales généralement énerves, à base courte et très engainante, brusquement rétrécies en un acumen long et étroit, arqué, à bord très légèrement crénelé par l'excurrence du sommet des cellules. Pédicelle long de 12 mm environ, brun rouge, lisse, enveloppé, sur les 2/3 de sa longueur, par les longues gaines des feuilles périchétiales

Source MNHN, Paris

Soie longue de 2,5 mm, cylindrique, étroite. Opercule long de 1,5 mm, droit, aigu. Péristome nul. Spores sphériques, pâles, lisses, de 11-12 μ diam. Coiffe enveloppant complètement la capsule, au moins chez le périgone jeune.

*Distribution* : Benom da Treo, sur un arbre, en bordure de forêt. Leg. P. Tixier, 9.12.1957.

*Remarques* : *Braunfelsia aenea* ressemble à *B. scariosa* (Wils.) Par. mais il est de plus petite taille, a des feuilles plus longuement et plus finement acuminées et la nervure, le plus souvent, manque ; les feuilles de *B. scariosa* possèdent toutes une nervure. *B. enervis* (Doz. et Molk.) Par., de taille un peu supérieure, montre des feuilles sans nervure, plus larges, à acumen plus court ; en outre, ses rameaux paraissent plus longs, plus épais, moins élégants.

La présence, ou l'absence, de nervure dans les feuilles de *Braunfelsia* a été considérée par Brotherus comme un caractère important pour la distinction de certaines espèces. H. Reimers (*Hedwigia*, 1930, p. 117) ne semblait pas attribuer une valeur systématique particulière à la longueur de la nervure. L'exemple de notre *Braunfelsia* nouveau semble bien indiquer que, dans certains cas au moins, présence et longueur de la nervure représentent des caractères variables dans un même exemplaire et sur un même rameau.

Leucobryum Bowringii Mitt. — Manlines. — Lang-Bian. *Distribution* : Ceylan, Johore, Pahang, Malacca, Viet-Nam, Iles de la Sonde, Philippines, Formose, Bonin, Tobago, Japon.

*Leucobryum gracilimum Broth. — Flanc N du Lang-Bian, 1.900 m alt., en forêt d'Éricacées. Avait été récolté précédemment vers le golfe du Siam, à Koh Chang.

Leucobryum Javense (Brid.) Mitt. — Manlines. Lang-Bian. *Distribution* : Himalaya, Ceylan, Laos, Vietnam, Indo-Malaisie, Nouvelle-Guinée, Japon.

Octoblepharum albidum Hedw. — Suoi Ca, sur écorce des Hévéas. Da Ninh, aux chutes de Pongour, sur un arbre de la forêt galerie. *Distribution* : pantropicale.

Syrrhopodon Bonneensis (Hamp.) Jaeg. — Région de Dalat, 1.500 m alt., en forêt d'Éricacées. *Distribution* : Vietnam (déjà récolté au Lang-Bian par Micholitz), Johore, Pahang, Kedah, Penang, Singapour, Sumatra, Java, Bornéo.

*Calymperopsis cf. Tjibodensis Fleisch. — Lang-Bian, en forêt claire. *Distribution* : Java.

Weisia viridula (L.) Hedw. — Manlines, sur le sol, en forêt claire. *Distribution* : cosmopolite.

*Funaria leptopoda Griff. — Da Pampré, ravin, sur le sol. — Commun sur la cendre de Pins, dans les pinèdes de la région de Dalat. *Distribution* : Indes, Yunnan.



Source MNHN, Paris

*Tayloria subglabra Griff. Pente du Lang-Bian, vers 1.800 m, en forêt d'Éricacées. *Distribution* : Sikkim, Ceylan, Yunnan.

*Brachymenium Nepalense Hook. Petit Lang-Bian, sur tronc, Cannellier, 20.2.1958. *Distribution* : E de l'Inde, Yunnan, Ceylan, Birmanie, Laos, Sumatra, Java, Bornéo, Célèbes, Formose, Japon.

Rhodobryum giganteum (Hook.) Par. Maulines, bas fonds humides Lang-Bian, Bi-Doup. *Distribution* : parties tropicales et tempérées-chaudes d'Asie, d'Afrique et connu aux Hawaï.

Rhodobryum Roseum (Weis.) Limpr. Rochers, piste de Teur [illegible] vers 1.300 m, en bordure d'un ruisseau temporaire et en forêt claire. *Distribution* : Europe, Asie, Afrique, Amérique. Déjà signalé au Vietnam.

Mnium rostratum (Schrad.) Schw. Lang-Bian, face N, vers 2,000 m alt., au sol. *Distribution* : cosmopolite.

Pilozogonium spiniforme (L.) Bruch. Bi-Doup, Lang-Bian, Bosquet da Treu, très commun. *Distribution* : régions tropicales et subtropicales.

Zygodon obtusifolius Hook. Lang-Bian, en forêt claire, 1.300 m alt., en coussins. Les caractères de ce spécimen correspondent bien à ceux du *Z. obtusifolius*, cependant les pétioles et les capsules sont plus longs que chez tous les spécimens observés par nous du *Z. obtusifolius*. *Distribution* : en Asie, cette espèce est connue dans l'Himalaya, à Ceylan, au Vietnam ; si l'on admet la synonymie de Brotherus, son aire s'étend sur le continent américain du Mexique à l'Argentine.

Macromitrium Evrardii Ther. Dalat, sur les Merisiers des rues de la ville, à hauteur de la fourche. *Distribution* : Vietnam.

Macromitrium loriolum Broth. et Par. Commun en forêt claire. Lang-Bian, Maulines, etc. *Distribution* : Annam.

Macromitrium Zollingeri Mitt. Benom da Treu, sur Érica sur Merisiers des rues de Dalat. Cette espèce a été récoltée également [illegible] Poilane sur des rochers, dans la forêt de Pins, à 1.850 m alt., entre Dalat et Giang Lo. *Distribution* : Viet-nam, Péninsule malaise (Kedah), Java, Lombok.

Glyptothecium sciuroides Hook. Lang-Bian, sur branchette en forêt dense. *Distribution* : de Ceylan à la Nouvelle-Zélande.

Diaphanidon blandus var. blandus Zant. Lang-Bian, en forêt dense, sur branchettes. *Distribution* : d'après O. van Zanten (*Blumea* IX, 2, 1959, p. 539) la var. *blandus* est connue depuis le Népal, les Indes, Ceylan jusqu'au Yunnan, à Formose, en Birmanie et Indonésie (Sumatra, Java, Bornéo, Lombok, Céram, Halmaheira). Cet auteur ne cite, pour le Vietnam, aucune des 3 variétés de *D. blandus*.

Trachypus bicolor Bw. et Hsch. Flanc N du Lang-Bian, en bordure de la forêt d'Éricacées. *Distribution* : d'après O. van Zanten (*loc. cit.*, p. 189), il s'agit d'une espèce très commune dans les forêts de montagnes du SE de l'Asie, mais qui semble moins abondante en Afrique et en Amérique tropicale. La var. *hispidus* (C. M.) Card. est signalée au Laos et dans l'Annam, la var. *viridulus* (Mitt.) Zant. en Annam.

Source MNHN, Paris

*Trachypodopsis serrulata (P. B.) Fleisch. var. Guilberti (Th. et Ph. V.) Zant. Lang-Bian, en forêt dense, sur branchette. *Distribution* : jusqu'alors, connue seulement du Cambodge.

Trachyloma indicum Mitt. Lang Bian, en forêt dense, 1.900 m alt., sur branchette. *Distribution* : Ceylan, Vietnam, Iles de la Sonde, Luzon, Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Calédonie.

Endotrichella elegans (Doz. et Molk.) Fleisch. Bi-Doup, en forêt dense. *Distribution* : Chine, Vietnam, Péninsule Malaise, Iles de la Sonde, Philippines, Formose, Carolines.

*Garovaglia latifolia Par. et Broth. Dalat. *Distribution* : Tonkin, jusqu'alors, en Annam, on connaissait seulement la var. *annamensis* Broth. et Par.

*Garovaglia Leveri Broth. Lang-Bian. Cette Mousse de grande taille, dépourvue de capsules, semble bien, d'après les caractères foliaires, appartenir au genre *Garovaglia*. Elle est identique à un spécimen conservé dans l'herbier général du Muséum National (Paris) et portant le nom *Garovaglia Leveri* Broth. ms. Cette récolte vient du Sikkim, près de Kurseong (Decaly et Schaub, 1 mai 1899). Malheureusement, la plante du Sikkim, comme celle du Vietnam, ne possède aucune capsule.

*Papillaria fuscescens Hook. Maulines, en forêt dense, formant une draperie. *Distribution* : Nepal, Sikkim, Khasia, Nilghirris, Coorg, Ceylan, Sumatra, Java, Céram, Sumbava, Celebes, Philippines, Yunnan, Thailand.

*Aerobryidium filamentosum Hook. — Lang-Bian, en forêt dense, 1.900 m, formant une draperie. *Distribution* : Nilghirris, Sikkim, Ceylan, Yunnan, Setschouan, Birmanie, Sumatra, Java.

Floribundaria aurea (Grilf.) Broth. — Flanc S du Lang-Bian, en forêt dense. *Distribution* : regions himalayennes, Japon, Birmanie, Vietnam, Laos, Java, Célèbes.

*Floribundaria floribunda (C. M.) Fleisch. Maulines, épiphylle. *Distribution* : connu depuis les régions himalayennes et le Japon jusqu'aux Hawaï et à Madagascar. En Indochine, déjà signalé du Tonkin.

*Floribundaria thuidioides Flsch. Maulines, epiphylle. *Distribution* : Java, Philippines.

*Calyptothecium tomidum (Dicks.) Fleisch. Lang-Bian, flanc S, vers 1.850 m alt., en forêt dense sèche. *Distribution* : Nepal, Yunnan, Fonkien, S de l'Inde, Ceylan, Iles de la Sonde, Nouvelle-Guinée, Philippines.

Homaliodendron trassinervium Thér. Benom da Treu, 1.800 m alt. *Distribution* : Vietnam (Lao Kay, Chapa, Fong Nam).

*Homaliodendron cf. scalpellifolium (Mitt.) Fleisch. — Camby, à mi-pente d'un ravin, sur tronc de 5 cm diam., à 0,5-1,5 m de hauteur. *Distribution* : Ceylan, Setshouan, Japon, Tonkin, Péninsule malaise, Iles de la Sonde, Philippines, Nouvelle-Guinée.

Source MNHN, Paris

*Homaliopsis targioniana (Gough) Dix. et P. de la V. — Base du Lang-Bian, dans un bouquet de *Salix tetrasperma*, à environ 1 m de hauteur sur le tronc des arbres. *Distribution* : Nilghirris, S de l'Inde, Yunnan, Japon, Formose, Bolel Tobago.

Distichophyllum cf. nigricaule Mitt. — Lang-Bian, face S, 1.900 m, au sol, sur talus d'un ruisseau. Il semble bien que l'on puisse attribuer ce spécimen au *D. nigricaule*, cependant la nervure s'arrête assez loin sous l'acumen et l'acumen est plus court. Il diffère donc légèrement du *D. nigricaule* et de la var. *subcuratum* Fl. *Distribution* : Java, Luzon, Péninsule malaise, Annam.

*Symphyodon Perrotteti Mont. Très commun au Lang-Bian, en forêt dense, sur branchette. *Distribution* : Nilghirris, Ceylan, Java, Céram, Halmaheira.

*Fabronia curvirostris Doz. et Mulk. — Dalat, sur les Merisiers des rues, en coussinets. *Distribution* : Java, Luzon.

*Pseudoleskiopsis serrulata Card. et Th. — Lang-Bian, 1.600 m alt., sur rocher. *Distribution* : Chine, Tonkin.

*Claopodium aciculum (Broth.) Broth. Lang-Bian, 1.600 m alt., forêt claire. *Distribution* : Corée, Chine, Japon, Tonkin (Massif du Fan Tsi Pan, 1.600 m).

Thuidium cymbifolium (D. et M.) Bryol. jav. — Lang-Bian, vers 1.600 m alt., rocher en forêt claire, avec *Macrothamnium macrocarpum*. *Distribution* : Indes, Ceylan, Nicobares, Yunnan, Vietnam, Laos, Iles de la Sonde, Philippines, Formose, Japon, Mandchourie.

*Thuidium sparsifolium Mitt. — Base du Lang-Bian, forêt de *Salix tetrasperma*, sur tronc. *Distribution* : Himalaya.

*Rhynchostegiella ramicola (Broth.) Broth. — Lang-Bian, 1.900 m alt., en forêt dense. *Distribution* : Sikkim, Laos.

*Entodon plicatus C. Müll. Lang-Bian, flanc S, vers 1.700-1.800 m, sur Éricacées, en plaques sur les arbres. Dankia, sur l'écorce des arbres dans les bosquets à *Salix tetrasperma*. *Distribution* : Nepal, Sikkim, Khasia, Assam, Madras, Nilghirris, Ceylan, Birmanie (South Shan States).

*Acanthocladium laxum Dix. — Maulines, ravin, sur un arbre couché, en forêt dense, 19.11.1958. Spécimen très caractéristique par son dimorphisme foliaire ; feuilles à acumen large, court, nettement denté ; feuilles à acumen grêle, long, à peine denté. Cellules avec ou sans papilles au milieu du lumen. *Distribution* : Thailand, Tonkin. Au Thailand, il a été récolté en 1914 par Kerr à Doi Sutep. P. W. Richards (*Trans. Br. Bryol. Soc.*, 3, 4, 1959, p. 580) le signale tout récemment de Doi Sutep d'après une récolte de R. M. Giesy. Au Tonkin, Petelot l'a découvert au col de Lo-Qui-Ho, sur troncs pourris, vers 2.000 m alt.

*Meiothecium microcarpum (Harv.) Mitt. — Dalat, sur les Merisiers de la rue Yersin, en coussinets épais, 26.10.1958. *Distribution* : Nepal, Ceylan, Malacca, Iles de la Sonde, Philippines, Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Calédonie.

Source MNHN, Paris

*Warburgiella leptocarpa (Schwaegr.) Fisch. — Lang-Bian, vers 1.700 m alt., en forêt claire, avec *Drepanolejeunea Teysmanii*. *Distribution* : Ceylan, Sumatra, Java, Lombok, Bornéo, Célèbes.

Sematophyllum subhumile (C. Müll.) Fleisch. — Manlines, sur brindilles. *Distribution* : Chine (Fou Kien), Nilghirris, S de l'Inde, Ceylan, Birmanie, Tonkin, Annam (Dalat), Sumatra, Java.

Taxithelium Lindbergii (Bryol. jav.) R. et C. — Manlines, sur branchettes et sur feuilles. *Distribution* : Ceylan, Annam, Péninsule malaise, Iles de la Sonde, Philippines, Tahiti.

*Glossadelphus cf. Similans (Bryol. jav.) Fleisch. — Lang-Bian, sur branchettes, en forêt dense. *Distribution* : Java.

Microthamnium Evrardii Thér. — Ravin du Da Pampéi, épiphyte. *Distribution* : Vietnam (ravin de Preun, sur vieux troncs, leg. Evrard).

Macrothamnium macrocarpum (Hornsch.) Par. — Lang-Bian, 1.600 m. *Distribution* : Himalaya, Ceylan, Vietnam, Birmanie, Iles de la Sonde, Philippines, Hawaï.

*Pogonatum rhopalophorum Besch. — Dalat, abondant sur les talus des chemins. *Distribution* : Corée, Japon, Tonkin (leg. Lecomte et Finet, 1912).

Sur les 63 espèces de cette liste, nous notons une espèce nouvelle et 32 signalées au Vietnam pour la première fois. Le plus grand nombre, 42, ont une vaste dispersion dans le monde ou bien se distribuent plus ou moins largement dans les regions tropicales et subtropicales comprises entre l'Asie continentale et les Hawaï ; 8 espèces ont une aire beaucoup plus restreinte et localisée sur le continent asiatique (ex. : Thailand-Tonkin-Vietnam ; Sikkim-Laos-Vietnam), 3 semblaient des Himalayennes, 9 restent connues, jusqu'à maintenant, seulement en Indochine.

Source MNHN Paris

# Les Bryophytes nord-africains.
# V. — Les Neckeraceae

par F. Jelenc

Neuf espèces de *Neckeraceae* vivent en Afrique du Nord. Ce sont des plantes très fréquentes dans la région holarctique (à l'exception de deux d'entre elles). La limite méridionale de leur aire traverse l'Afrique du Nord ; et on les rencontre ici dans des stations qui peuvent sembler — a priori — bien différentes de celles d'Europe, d'Amérique du Nord ou d'Asie.

L'étude de la distribution et de l'écologie de ces mousses présente donc un intérêt certain ; elle permettra d'apporter quelques précisions sur l'origine du peuplement muscinal nord-africain.

## Distribution des espèces

### *Leptodon Smithii* (Dicks.) Mohr.

C'est l'espèce la plus fréquente :

Maroc : Région Tanger-Tétouan ; Rif occidental ; Moyen Atlas occidental (1 700 m.).

Algérie : Monts de Tlemcen (1 150 m.) ; Atlas mitidjien (850 m.) ; Sahels de l'Algérois ; Massifs kabyles ; littoral oriental, de Philippeville à La Calle ; Monts de Constantine et de Guelma ; Aurès (var. *filescens* Ren.).

Tunisie : Kroumirie ; djebel Zaghouan.

L'écologie de cette espèce montre qu'elle ne se comporte pas — en Afrique du Nord — comme un élément xérophile. R. G. Werner (1948) en fait même une caractéristique de l'étage méditerranéen humide. La liste précédente montre qu'elle se rencontre aussi bien dans l'étage humide que subhumide.

Voici la description de quelques stations où je l'ai récoltée :

Monts de Tlemcen : — Sur rochers calcaires recouverts d'une couche épaisse d'humus acalcique (environ 1 150 m.). Cette station est située dans un chaos de rochers exposés au nord, au pied de hautes falaises. Elle ne reçoit jamais de rayons solaires ; le substrat est toujours très humide, même en été (Jelenc, 1949).

— Sur *Quercus suber*, vers 900 m. Cette station est simplement ombragée (Jelenc, 1951).

Atlas mitidjien : Massif de Tahlot, vers 850 m. ; sur *Ulmus*. La plante vit dans une station très ombragée, au voisinage de ruisselets permanents qui entretiennent une humidité constante (Jelenc, 1956).

Source MNHN Paris

*L. Smithii* est répandu dans les deux hémisphères. Au nord, la limite méridionale de son aire passe par les Canaries, l'Afrique du Nord, la Cyrénaïque, Israël, le Caucase.

*Neckera turgida* Jur.

(*N. mediterranea* Phil'b. ; *N. jurassica* Amann ; *N. Menziesii* Hook.)

Maroc : Moyen Atlas septentrional (1 600 m.).
Algérie : Atlas mitidjien ; Massifs kabyles.
Se rencontre dans des stations ombragées, sur calcaire.

L'espèce, au sens large (*N. turgida, N. mediterranea, N. jurassica, N. Menziesii*), ne doit pas être considérée comme un élément méditerranéen ainsi que le font Herzog (1926) ou Amann (1928). Les cartes données par ces auteurs montrent que cette plante atteint des latitudes élevées (elle dépasse le 55e parallèle en Alaska). En Amérique du Nord, *N. turgida* se rencontre régulièrement entre l'Océan Pacifique et les hautes chaînes de la Californie à l'Alaska. Il s'agit ici d'un élément océanique. En Eurasie la plante se comporte comme un élément subméditerranéen.

Son absence dans le domaine atlantique nord-américain peut s'expliquer par la rudesse du climat, quoiqu'elle puisse parfaitement se développer dans le sud des États-Unis. Son absence dans le domaine atlantique européen est moins explicable. D'autres facteurs que le climat doivent intervenir pour limiter son extension.

La limite méridionale de l'aire de *N. turgida* passe par la Californie, et après le hiatus nord américain, par l'Afrique du Nord, la Sicile, le sud de la péninsule balkanique, la Crète et la Syrie. Cette dernière région constitue la limite orientale de l'aire.

*Neckera pumila* Hedw.

Deux stations :
Maroc : Moyen Atlas, à Ras el Ma près d'Azrou, 1 580 m. Sur *Taxus baccata.*
Algérie : Kabylie de Collo au djebel Gouffi, 1 000 m. sur *Quercus afares.*
C'est un élément subatlant que qui atteint, au sud, les Canaries, l'Afrique du Nord, la Grèce, le Caucase.

*Neckera crispa* (L.) Hedw.

C'est Mme Allorge qui a indiqué l'existence de cette espèce en Afrique du Nord (1935), d'après les notes inédites de P. Allorge. La localité d'où provient cette recolte n'est pas précisée.
La limite méridionale de son aire traverse les Canaries, l'Afrique du Nord, le Caucase. Il s'agit d'un élément subatlantique.

*Neckera complanata* (L.) Huben.

Maroc : Région de Tétouan et de Ceuta.
Algérie : Plaine de la Mitidja, Massifs kabyles, littoral de l'est algérien jusqu'à La Calle.

Source MNHN, Paris

Tunisie : Kroumirie.

C'est un element circumboreal qui atteint au sud, les Canaries, l'Afrique du Nord, Israel, le Caucase, la Perse, le Cachemire, le Tennessee. Une variete (var. *marina* Dix.) se rencontre au Kenia.

*Homalia trichomanoides* (Schreb.) Bryol. Eur.

Cette espèce n'a été récoltée qu'une seule fois par Flagey. Une part se trouve dans l'Herbier Trabut (Herbier de l'Université d'Alger). L'étiquette ne donne aucune indication sur la localité et sur la date de la récolte. Trabut ne mentionne pas cette plante dans sa flore restée inédite. Cependant dans ses notes manuscrites on trouve : région de Constantine (Jelenc, 1955).

J'ai étudié l'échantillon de Flagey et j'en ai soumis une part à M. Bizot. Il s'agit bien de *H. trichomanoides*.

C'est à ma connaissance, la seule station sud-méditerranéenne. Il est donc regrettable que nous ne possédions aucun renseignement sur la station.

La limite méridionale de l'aire de *H. trichomanoides* passe par Madère, l'Afrique du Nord, le Caucase, la Chine, le Japon, la Pennsylvanie. Constantine (latitude 36°22') est donc le point le plus méridional atteint par la plante.

*Homalia lusitanica* Schimp.

Maroc : Région de Tétouan.

Algérie : Djebel Chenoua, Sahels algérois, Atlas mitidjien, Massifs kabyles, Massif de l'Edough.

Tunisie : Kroumirie.

B. G. Werner (1918) en fait une caractéristique de l'étage méditerranéen humide. Seules, deux stations (djebel Chenoua, Sahel) se trouvent dans l'étage mediterranéen subhumide.

Voici la description de deux stations :

Kabylie de Collo : Baie de Tamanart, rochers siliceux dans le lit d'un oued, au fond d'un ravin très encaissé, ombragé par *Quercus suber*, *Pistacia Lentiscus*, *Arbutus unedo* ; avec *Thamnium mediterraneum* Bott., *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb., *Frullania tamarisci* (L.) Dum. ; altitude inférieure à 50 m. (Feldmann, 1917).

Sahels de l'Algérois : Sahel de Koléa au Ravin des Voleurs. Station d'altitude presque nulle, à un kilomètre environ du littoral. *H. lusitanica* couvre avec *Thamnium alopecurum* (L.) Bryol. eur. la face nord d'un rocher fortement et continuellement ombragé par des falaises et une forêt basse, très dense. Bien que l'eau ne ruisselle pas sur le rocher, la station est toujours fortement humide. Les deux plantes se développent parfaitement et *H. lusitanica* est fructifiée (au mois de juin). C'est à ma connaissance, la seule station nord africaine où cette espèce a été récoltée avec des sporophytes (Jelenc, 1951).

La limite méridionale de l'aire passe par les Canaries, l'Afrique du Nord, la Sicile, la Grèce. *H. lusitanica* existe à l'état fossile dans le Kimeridjien de Transcaucasie où on ne le rencontre plus à l'heure actuelle (Abramova et Abramov, 1955).

Source MNHN, Paris

*Thamnium alopecurum* (L.) Bryol. Eur.

Maroc : Région de Tétouan, Rif occidental (300 m.), Zaian (700 m.).
Algérie : Monts de Tlemcen, Sahel de l'Algérois, Atlas milidjien, sud de la Mitidja, très abondant dans les massifs kabyles : atteint 2 200 m. au djebel Tachgagalt, Massif de l'Aizer en Grande Kabylie ; littoral de l'est algérien, de Philippeville à La Calle.
Tunisie : Kroumirie.
Voici la description de quelques stations :
Monts de Tlemcen : Très abondant au pied de l'une des cascades de l'oued Ouadallah dans la forêt de Zariffet, vers 1 200 m. La gorge est orientée nord-sud. La plante exposée au nord est abritée partout ailleurs par les falaises hautes d'une cinquantaine de mètres, elle ne reçoit jamais de rayons solaires. Les embruns de la cascade entretiennent une humidité constante. En été, la rivière peut se dessécher pendant quelque temps. Mais l'humidité édaphique, l'influence maritime, et l'insolation nulle permettent à la plante de supporter la mauvaise saison.
La station est située au pied de la chute, où le courant est très violent ; ce fait explique que l'on ne trouve là que la variété rheophile : var. *tortum* Ther. (Jeleng, 1951).
Région d'Alger : avec *Homalia lusitanica* au Ravin des Voleurs.
Massif de l'Aizer (Grande Kabylie) : Station très intéressante découverte par L. Faurel au djebel Tachgagalt vers 2 000 m. (Dubuis et Faurel, 1915, Jeleng, 1953). *Th. alopecurum* vit dans un « tessereft », rayen creusé dans le calcaire. Le fond est recouvert de terre humifère permettant la croissance de plantes calciphiles et calcifuges au voisinage l'une de l'autre. On y trouve : *Fissidens taxifolius* (L.) Hedw., *Bryum pallescens* Dicks. var. *duvalioides* Hzigs., *Mnium marginatum* (Dicks.) Pal., *Mn. affine* Bland., *Timmia bavarica* Hessl., *Thamnium alopecurum* (L.) Br. Eur., *Pseudoleskea Perraldieri* Besch., *Rhyncostegium megapolitanum* (Bland.) Br. Eur. L'atmosphère est pratiquement saturée de vapeur d'eau ; la lumière est très atténuée.
Il est remarquable de constater que, même dans nos régions, *Th. alopecurum* peut se contenter de stations simplement ombragées. Par exemple : Vallée des Lions (Zaian, Maroc atlantique) vers 600-700 m., sur rochers schisteux ombragés (Maire et Werner, 1934).
La limite méridionale de l'aire de cette espèce passe par les Canaries, l'Afrique du Nord, le Caucase, l'Iran, l'Himalaya du nord-ouest, la Corée, le Japon. Poppera (1954) indique une station dans l'Inde méridionale. Je n'ai pas trouvé de référence précise.
*Th. alopecurum* a été trouvé dans le Kimméridjien de Transcaucasie (Abramova et Abramov, 1955).

*Thamnium mediterraneum* Bolt.

N'a été récolté qu'en Algérie, dans la Kabylie de Collo :
- Baie de Tamanart : rochers dans le lit d'un oued, au fond d'un ravin très encaissé et ombragé par (*Quercus suber, Pistacia Lentiscus, Arbutus unedo*, altitude inférieure à 50 m. ; forme un groupement avec *Homalia lusitanica* Schimp., *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb., *Frullania tamarisci* (L.) Dum. ; l'oued est à sec en été.

Source MNHN, Paris

— Vallée de l'oued Bin el Ouidane, près de Taoulel à 600 m, sur rochers humides au bord d'un torrent avec *Fissidens taxifolius* (L.) Hedw., *Calypogeia trichomanis* (L.) Cda, *Riccardia sinuata* (Dicks.) Trev., *Reboulia hemisphaerica* (L.) Rad.

Dans ces deux stations, la plante vit sur rochers siliceux (Feldmann, 1917).

Cette espèce peut être considérée comme méditerranéenne occidentale. Toutes ces stations sont comprises entre 6°30' et 11° de longitude orientale : France méditerranéenne (Esterel), archipel toscan (île Giglio), Sardaigne, Kabylie de Collo. De plus elle a été récoltée en Suisse par Eberhardt dans la chaîne du Jura (Chasseral : val Saint-Imier).

***

## Bryogéographie

Reportons ces stations sur une carte phytogéographique de l'Afrique du Nord (carte n° 1 : les Neckeracées en Afrique du Nord). Nous ferons immédiatement deux remarques importantes :

1. Toutes les stations, sauf une (*Leptodon Smithii*, dans l'Aurès), sont situées dans les domaines maurétano-atlantique et maurétano-méditerranéen (au sens de R. Maire).

2. Mais dans ces domaines, les stations ne sont pas régulièrement réparties. Il existe deux groupes nettement séparés ;

— A l'ouest le groupe marocain, divisé lui-même en deux sous-groupes : le rifain et l'atlasien.

— A l'est, le groupe numidien, de la région algéroise à la Kroumirie.

Il existe également quelques stations isolées : Monts de Tlemcen, région Constantine-Guelma, djebel Zaghouan.

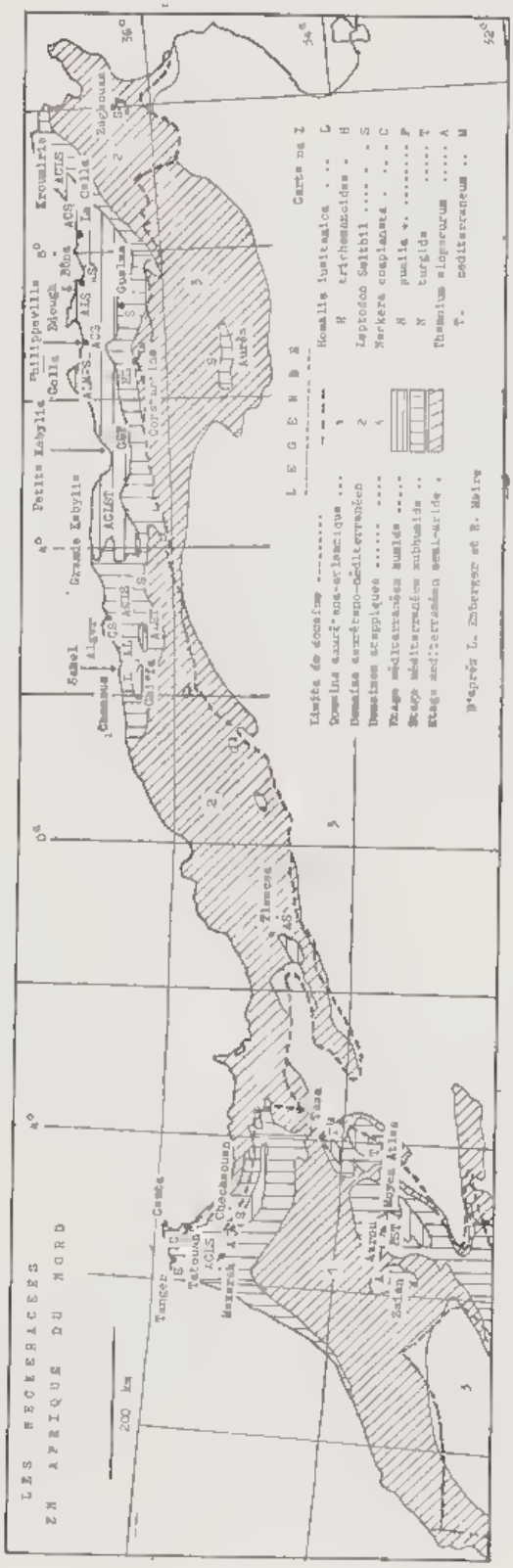
L'étude de cette répartition permet de mettre en évidence les exigences écologiques des espèces qui nous intéressent.

I. **Le climat**. — L'examen de la carte n° 1, montre tout d'abord que l'étage méditerranéen semi-aride, qui traverse toute l'Afrique du Nord, ne renferme pas de Neckeracées. Les stations des monts de Tlemcen, du djebel Zaghouan appartiennent en réalité à des enclaves plus humides.

Les Neckeracées sont donc pratiquement localisées dans les étages méditerranéens subhumide et humide.

En utilisant l'intéressante notion du coefficient xérothermique liant la température, les précipitations, l'humidité atmosphérique, on constate que nos plantes vivent uniquement dans des régions où l'indice est inférieur à 100 (carte 2), c'est-à-dire dans des régions où la saison sèche ne dure que 4 mois au maximum. Et ceci est particulièrement important. Lorsque les précipitations font défaut, les plantes trouvent encore une humidité suffisante grâce à l'eau édaphique qui ne disparaît pas complètement et souvent aussi grâce à un état hygrométrique suffisant. Pour le groupe numidien, par exemple, la plupart des stations sont comprises dans une zone où l'humidité relative de juillet à 13 heures reste comprise entre 50 et 80 %.

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

Voici, du reste les caractéristiques de quelques stations météorologiques situées dans l'aire nord-africaine des Neckeracées (tableau 1).

| | | Température | | | état hygrométrique (saison sèche) | Précipitations | | Durée de la saison sèche | Indice xérothermique |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | minimum absolu | maximum absolu | moyenne annuelle | | total annuel | total saison sèche | | |
| Tanger | 5° 49' W<br>35° 47' N | 0, 8 | 38, 2 | 17,4 | 70 | 857 | 49 | 4 mois | 95 |
| Ceuta | 5° 01' W<br>35° 26' N | ? | ? | 15 | 51 | 794 | 45 | 3 | 73 |
| Arzou | 5° 13' W<br>33° 25' N | — 10, 1 | 39, 1 | 15 | 55 | 637 | 4 . | 3 | 70 |
| Rafir | 1° 25' W<br>34° 47' N | — 8 | 39. 2 | 13,50 | 58 | 718 | 59 | 4 | 92 |
| Castella | 2° 42' E<br>36° 39' N | 1. 2 | 42, 6 | 17,55 | 77 | 3 8 | 4 . | 4 | 76 |
| Colla | 6° 34' E<br>37° N | — 3, 2 | 49 | 17,95 | 71 | 1 002 | 23 | 3 | 67 |
| Constantine | 6° 37' E<br>36° 22' N | — 4, 8 | 45, 5 | 15,65 | 45 | 6 . | 62 | 4 | 95 |
| Guelma | 7° 26' E<br>36° 28' N | — 3, 3 | 46, 2 | 17, 25 | 51 | 627 | 72 | 4 | 94 |
| La Calle | 8° 27' E<br>36° 54' N | 0,6 | 49, 4 | 16,80 | 71 | 910 | 80 | 4 | 83 |

Source MNHN, Paris

Il faut remarquer que, les mesures n'étant pas faites sur la station, les indications ne peuvent donner qu'un ordre de grandeur. Les espèces étudiées vivent dans des endroits abrités où le microclimat est plus humide, les amplitudes thermiques plus faibles.

**II. La végétation.** — Les Neckeracées sont, en Afrique du Nord, strictement liées aux formations forestières et plus précisément aux forêts de *Quercus suber*.

Un coup d'œil sur les cartes de R. Maire (1925), de L. Emberger (1939), montre que peu de stations de Neckeracées se trouvent en dehors de ces forêts. Nous en trouvons dans les forêts de *Quercus ilex* (Azrou, Constantine, Guelma), dans les forêts de *Pinus halepensis* (secteur algérois, djebel Zaghouan).

Il peut paraître surprenant que ces plantes, particulièrement répandues dans la région holarctique, soient, en Afrique du Nord, si étroitement liées à des formations de caractère méditerranéen. Un récent travail de P. Quézel (1956) va nous permettre de comprendre. Il s'agit d'une étude des Chênes caducifolies d'Algérie : *Quercus afares* Pomel, *Q. faginea* Lamk., *Q. fruticosa* Brot., *Q. pyrenaica* Wild.

Ces espèces forment des petites forêts dans les montagnes marocaines, dans l'est algérien, dans le nord tunisien. Mais on rencontre aussi des petites taches dispersées sur une grande partie du territoire nord africain : pratiquement dans toute la zone plissée située au nord de la Meseta marocaine et de la Meseta oranaise à l'ouest, du bouclier saharien à l'est. Cette dispersion fait immédiatement penser à une aire relictuelle.

P. Quézel, utilisant les méthodes phytosociologiques a pu tracer la limite méridionale de l'aire, jadis occupée par ces espèces (carte n° 2 : Neckeracées et Chênes caducifolies). Dans cette région se trouvent :

toutes les forêts de *Quercus suber*,

— les forêts de *Pinus halepensis* et la formation à *Olea europaea* et *Pistacia Lentiscus* dans les zones plus chaudes et plus sèches,

— les forêts de *Quercus Ilex* dans les zones plus froides,

en montagne, les forêts de *Cedrus libanotica* var. *atlantica*, *Abies pinsapo* var. *marocana*, *A. tazaotana*, *A. numidica*.

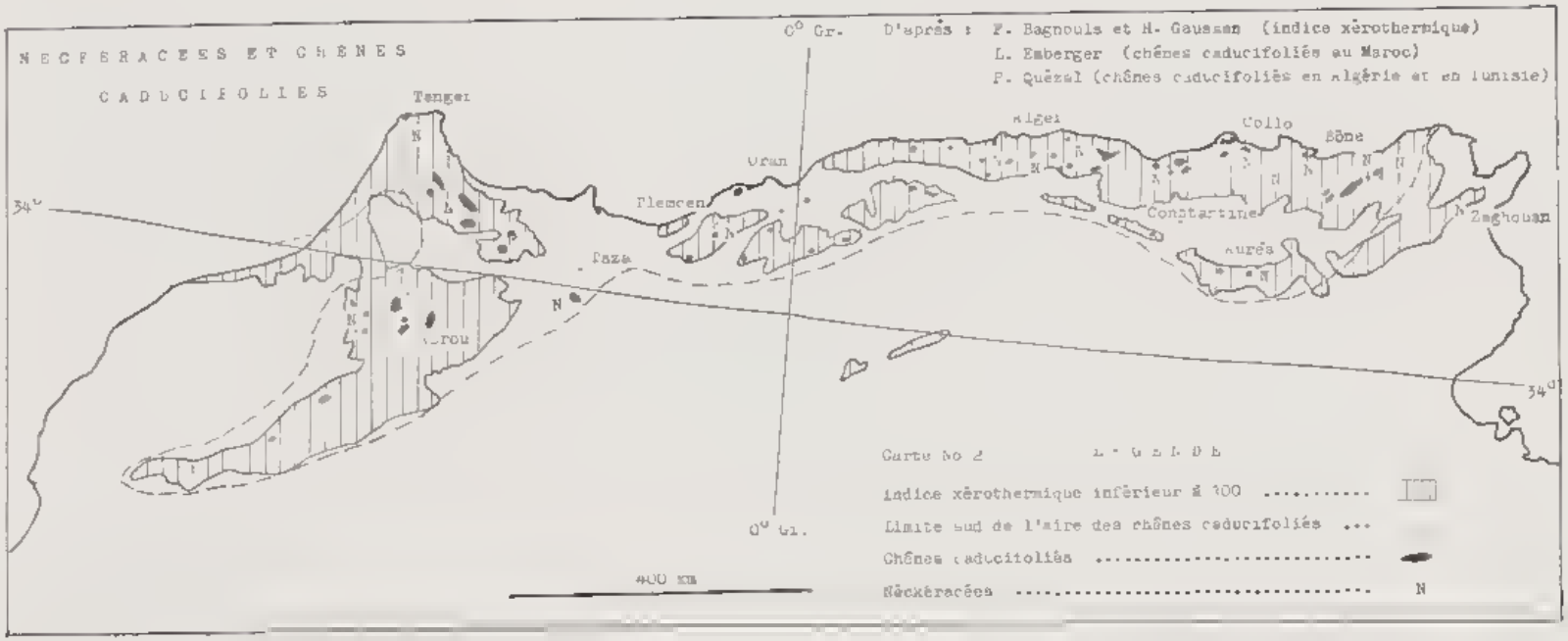
Il s'agit donc de l'ensemble de la région silvatique de l'Afrique du Nord.

P. Quézel arrive aux conclusions suivantes : dans l'étage méditerranéen humide, la forêt de Chênes caducifoliés constitue le climax de la variante tempérée. En altitude, ces essences s'associent avec Cèdres et Sapins ; dans les zones les plus chaudes elles entrent en concurrence avec *Quercus suber*. La prépondérance de cette dernière espèce est due uniquement à l'intervention humaine. En somme les diverses formations de la zone silvatique nord africaine semblent équivalentes. Seules les conditions climatiques locales, l'intervention de l'homme déterminent l'extension de telle ou telle espèce.

L'examen de la carte n° 2 montre la liaison qui existe entre les Chênes à feuilles caduques et les Mousses qui nous intéressent : les Neckeracées se rencontrent dans les régions où les Chênes ont pu subsister, formant soit des peuplements plus ou moins importants, soit des stations relictuelles.

Une seule exception : la station du djebel Zaghouan. Mais peut-on

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

affirmer que la Dorsale tunisienne ne posséda pas, elle aussi, ses forêts de Chênes.

P. QUÉZEL a mis en évidence, par une étude minutieuse de la végétation, que : « ces formations (les forêts de Chênes caducifoliés) constituent à l'heure actuelle, les dernières stations refuges pour diverses espèces mésophiles et umbrophiles presque toutes de souche eurasiatique ». Les Neckeracées se trouvent donc bien à leur place dans ce cortège floristique.

L'immigration s'est vraisemblablement produite pendant les glaciations. A cette époque régnait sur l'Afrique du Nord un climat très humide (périodes pluviales) qui a permis l'installation d'un grand nombre de ces espèces. Depuis, le dessèchement progressif a fait disparaître les espèces les plus sensibles, le Hêtre et le Charme par exemple, a morcelé l'aire des plus résistantes.

En résumé, la présence de Neckeracées holarctiques en Afrique du Nord s'explique par une « cause ancienne » : l'humidité du climat qui a permis le développement d'un ensemble silvatique de caractère eurasiatique ; sa répartition actuelle n'est que la conséquence d'une modification du climat.

Le comportement des Neckeracées en Afrique du Nord permet de montrer que, jusqu'à la limite de leur aire, ces plantes sont liées aux forêts de Chênes-Hêtres des régions tempérées.

Et si, à l'heure actuelle, par suite du climat moins favorable, par suite de l'activité humaine, le cortège eurasiatique prend figure de relicte, il semble que de simples mesures de protection, de conservation permettraient à ces plantes de regagner une partie du terrain perdu dans les montagnes humides de l'Afrique du Nord.

## BIBLIOGRAPHIE

### *I. Climatologie.*


BAGNOULS (F.) et GAUSSEN (H.), 1953. — Saison sèche et indice xérothermique (*Bull. Soc. St. Nat. Toulouse*, **88**, p. 193-239).

EMBERGER (L.), 1942. — Un projet de classification des climats au point de vue phytogéographique (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **77**, 2).

SELTZER (P.), 1946. — Le climat de l'Algérie. Travaux Inst. Météor. et phys. du globe. Alger.


### *II. Ouvrages généraux.*


AMANN (J.), 1928. — Bryogeographie de la Suisse. Zurich.

BROTHERUS (P.), 1924-1925. — Musci, in die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2e éd., Leipzig.

HERZOG (Th.), 1926. — Geographie der Moose, Iena.

POPELKA (J.), 1954. — Conceptus muscorum europaeorum. Prague.


### *III. Régions diverses.*


ALLORGE (V.), 1955. — Catalogue préliminaire des Muscinées du Pays basque français et espagnol (*Rev. Bryol. et Lichén.*, **24**, pp. 96-131 et 248-333).

ABRAMOVA (A. L.) et ABRAMOV (I. I.), 1955. — Mousses des dépôts Kimmeridgiens de Dniube, Transcaucasie occidentale (*Comm. Acad. Sc. URSS*, **103**, 4, p. 699-700).

GERHARDT (A.), 1947. — Les formes de transition entre *Thamnium alopecurum* (L.) et *Th. mediterraneum* Bott. (*Bull. Soc. Bot. suisse*, **57**, p. 184-226).


Source : MNHN, Paris

### *IV. Afrique du Nord.*


Braun-Blanquet (J.) et Maire (R.), 1924. Études sur la végétation et la flore marocaines (*Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc*, 8, 1re partie).

Braun-Blanquet (J.), 1953. Irradiations européennes dans la végétation de la Kroumirie (*Vegetatio*, 4, 3).

Dubuis (A.) et Faurel (L.), 1945. Note sur quelques espèces nouvelles ou intéressantes de la flore du Djurdjura (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du N.*, 36, p. 12-22).

Emberger (L.), 1939. Aperçu général sur la végétation du Maroc (*Vegetat. geob. Inst. Rubel*, Zurich, 14).

Feldmann (J.), 1947. Contribution à l'étude de la flore bryologique de l'Algérie (*Rev. Bryol. et Lichén.*, 16, p. 60-66).

Jelenc (F.), 1949. Contributions à l'étude de la flore et de la végétation bryologiques nord-africaines, 1er fasc. (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, 40, p. 198-207).

1951. Deuxième fasc. (*id.*, 42, p. 18-27).

1954. Quatrième fasc. (*id.*, 45, p. 68-77).

1955. Cinquième fasc. (*id.*, 46, p. 107-119).

1956. Sixième fasc. (*id.*, 47, p. 92-106).

1955 b. Les Muscinées de l'Afrique du Nord (*Bull. Soc. Géogr. et Arch.* Oran).

Maire (R.), 1925. Carte phytogéographique de l'Algérie-Tunisie. Alger.

Maire (R.) et Werner (R.-G.), 1934. Contribution à la Flore cryptogamique du Maroc (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, p. 40-60).

Quézel (P.), 1956. Contributions à l'étude des forêts de Chênes à feuilles caduques d'Algérie (*Mém. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, nouv. sér., 1).

Trabut (L.). Flore des Mousses de l'Algérie (inédit).

Werner (R.-G.), 1948. Les origines de la Flore cryptogamique du Maroc d'après nos connaissances actuelles (*Volume jubilaire Soc. Sc. Nat. Maroc*, p. 147-202).


Source MNHN, Paris

# Neue Gesichtspunkte zum Problem der Protonemadifferenzierung

von Martin Bopp (1)

Eine ganze Reihe von Untersuchungen der letzten Zeit (Alsopp und Mitra 1958, Bopp 1954, 1957, 1959, u. a.) waren in der Lage zu demonstrieren, dass das Protonema der Laubmoose nicht ein unentwirrbares Geflecht mehr oder weniger einheitlicher Fäden ist, an denen sich zufallsbedingt und in unregelmässiger Verteilung die Knospen entwickeln, sondern dass auch diesem Protonema eine ganz bestimmte und bestimmbare Wuchsform : *eine Gestalt* zukommt (2). Weiterhin haben die Untersuchungen – sofern sie nur auf festem Substrat angestellt wurden — ergeben, dass auch die Anlage der Pflanzchen in einer gesetzmässigen Weise an diesem Protonema erfolgt, häufig in Form eines « Hexenringes », und ich konnte schon früher aufdecken, dass dafür ganz wesentlich die Ausbreitung des Protonemas *auf* der Substratoberfläche verantwortlich ist. Es ist deshalb auch keineswegs verwunderlich, dass bei einer Kultur in Nährlösung – d. h. also in einer Flüssigkeit ohne feste Substratoberfläche die reproduzierbare Protonemagestalt einerseits, die gesetzmässige Anordnung der Moospflanzchen andererseits, nur schwer zu erkennen ist und daher gewöhnlich völlig übersehen wird.

Die vorliegende Arbeit soll sich vor allen Dingen mit der *Gestalt* des Protonemas beschäftigen. Wir können bei sehr vielen Moosen bereits im Protonema zwei deutlich verschiedene Formen unterscheiden, die sich im Vergleich mit anderen Pflanzen, z. B. auch den Lebermoosen als Jugend- und Altersform auffassen lassen. Diese beiden Differenzierungsformen bezeichnen wir nach Sironval (1947) als Chloronema und Caulonema. Dabei kann man aber die Knospenbildung, worauf Sironval vor allem Bezug nahm, völlig ausser Betracht lassen. Zunächst lassen sich diese beiden Formen nach morphologischen und cytologischen Gesichtspunkten unterscheiden. Gesichtspunkte, die bisher in der Erörterung fast ausschliesslich herangezogen wurden. Die folgende Tabelle zeigt die wesentlichen morphologischen und cytologischen Differenzen zwischen Chloronema und Caulonema bei *Funaria hygrometrica*, bei dem die Unterschiede besonders deutlich zu sehen sind. Die Charakteristik beschränkt sich dabei beim Caulonema auf die Hauptfäden.

(1) Botanisches Institut der Universität Freiburg i. Br.

(2) Die umfangreiche und sorgfältige Arbeit von L. Kofler in dieser Zeitschrift 28, 1-202, 1959 ist mir erst nach der Einsendung des Manuskriptes bekannt geworden, sie konnte sie daher nicht mehr berücksichtigen.



Source MNHN, Paris

TABELLE 1

Protonema von *Funaria hygrometrica*.

| Chloronema | Caulonema |
|---|---|
| unregelmässige Verzweigung | Sehr regelmässige Seitenverzweigung |
| gerade Querwände | schräge Querwände |
| farblose Zellwände | braune Zellwände |
| zahlreiche meist runde Chloroplasten | wenige fortschreitend spindelförmigere Chloroplasten |
| | Degeneration des Nukleolus |
| Zellkerne vollständig | |
| Kern im L.M. nicht ohne weiteres sichtbar. | Kern im L.M. meist leicht sichtbar. |

Die Chloronemen sind unregelmässig verzweigt und haben farblose Zellwände, die Trennungswände zwischen den einzelnen Zellen sind senkrecht. Bei den Caulonemen sind diese Trennungswände *immer* schief, die Verzweigung ist stets regelmässig, jede Zelle trägt an ihrem Vorderende einen oder mehrere Seitenäste. Die Zellwand der Caulonemen ist im Ganzen etwas dicker als die der Chloronemen und etwa von der 12. Zelle eines Fadens ab braun gefärbt.

Cytologisch lassen sich sowohl licht- als auch elektronenmikroskopisch Differenzen im Bau der Chloroplasten feststellen. In den Chloronemen besitzen die Chloroplasten stets dieselbe, mehr oder weniger linsenförmige Gestalt, ihre Granalamellen werden häufig von einem amöboiden Stroma umgeben, worauf auch ihre im Lichtmikroskop sichtbare variable Gestalt beruht. In den Zellen des Caulonemas stellt man dagegen eine fortschreitende irreversible Veränderung der Chloroplasten bis zu einer spindelförmigen Gestalt fest. Das findet seinen Ausdruck darin, dass im Elektronenmikroskop schliesslich nur noch einzelne gebündelte Pakete von Lamellen zu sehen sind, die diesen spindelförmigen Chloroplasten entsprechen (BOPP unveröff.).

Ebenso wie die Chloroplasten verändert auch der Zellkern seine Gestalt, worauf ich hier aber nicht mehr im einzelnen eingehen will (vgl. BOPP 1955).

Nicht ganz zu Unrecht hat die Bezeichnungsweise und die Darstellung STRONYALS einige Kritik hervorgerufen, von der ich als besonders berechtigt hervorheben möchte, dass es ein Irrtum ist, dass Chloronema nach Entstehung des Caulonemas zugrunde ginge, und auch, dass das Caulonema die obligatorische Vorstufe der Stämmchenbildung ist. ALLSOPP und MITRA unterscheiden bei den Moosprotonemen ebenfalls zwei Formen, nämlich ein Prostrate-System und ein Aeral-System; beides sind aber Teile des eben skizzierten « Caulonemastadiums » der Moose. Die eigentlichen Caulonemafaden entsprechen dem Prostrate-System, während die Seitenfäden des Caulonemas, die man trotz ihres an Chloronema erinnernden Aussehens zu diesem zu rechnen hat, das Aeral-System darstellen. Dass der Ausbildung dieser beiden Systeme noch ein anderes, mitunter kürzeres Stadium vorausgeht, bei dem eine Differenzierung in Prostrate- und Aeral-System noch nicht zu erkennen ist und was unserem Chloronema entspricht, geht auch aus den Angaben von ALLSOPP und MITRA hervor.

Um nun eindeutig nachzuweisen, ob es sich bei dem Chloronema und Caulonema um zwei verschiedene Differenzierungsstadien handelt,

Source MNHN, Paris

Genügt es nicht, auf die morphologischen Kriterien zurückzugreifen, denn diese sind nicht immer in aller Schärfe zu erfassen und bei kontinuierlichem Übergang auch vielfach so wenig charakteristisch, dass sie mitunter übersehen werden können. Um wirklich von zwei verschiedenen Entwicklungs- oder besser Differenzierungsstadien sprechen zu können, ist es notwendig, physiologische Kriterien aufzudecken. Und zwar ist zu fordern: 1. Diese Differenzierungsstadien müssen unter bestimmten Bedingungen immer konstant wieder entstehen. Fehlen diese definierten Bedingungen, dürfen sie dagegen nicht entstehen, wie das z. B. auch für die verschiedenen Zellen eines Meristems der höheren Pflanzen gilt. 2. Sie müssen sich auf äussere Reize oder Umweltbedingungen physiologisch verschieden verhalten. Erst dann kann man ausschliessen, dass evtl. nur eine Degenerationsform der einen einzigen Form vorliegt, was immerhin angenommen werden könnte. Ob diese beiden Forderungen erfüllt sind, soll im Folgenden näher beleuchtet werden.

Man kann den Übergang eines Chloronemafadens in einen Caulonemafaden, der stets allmählich erfolgt, auch so auffassen, dass die Zellen nicht auf einem dem Chloronemastadium vergleichbaren embryonalen Stadium stehen bleiben, sondern sich in einer ganz bestimmten vorgegebenen Richtung weiter entwickeln. Die Fähigkeit dazu ist bereits in der Spitzenzelle eines Protonemas festgelegt, indem diese so verändert ist, dass die von ihr abgegebenen Zellen in Zukunft diese Differenzierung vollziehen. Wir haben also zu fragen, welcher Art die inneren und äusseren Bedingungen sein müssen, dass diese Zellen in der entsprechenden Weise determiniert werden.

a) Dazu lässt sich bis jetzt Folgendes herausstellen: 1. *Funaria hygrometrica* Protonemen, die in 5°C auf Agar kultiviert wurden, wachsen bei einer Beleuchtung, bei der sie in 10°C nach etwa 4 Wochen bereits deutlich in das Folgestadium (also Caulonema) übergegangen sind, mindestens innerhalb der ersten 7 Monate ohne Caulonema zu bilden.

2. Eine ähnliche Erscheinung findet man auch bei Sachs-Kulturen, wobei das Protonema ebenfalls nur sehr langsam und sehr spärlich oder gar nicht Caulonema bildet. Kofler schreibt, dass in Sachskulturen überhaupt kein Caulonema gefunden wurde.

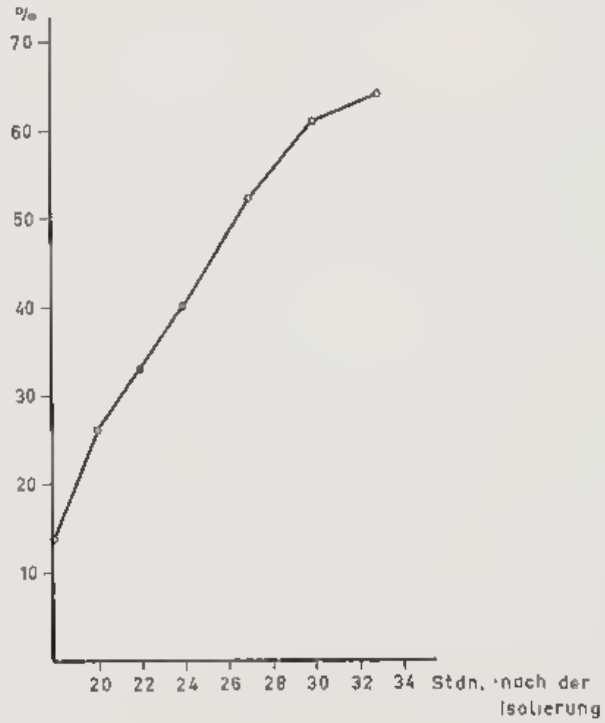
3. Bei geringer Lichtintensität treten nicht nur keine Knospen auf, sondern wir finden bei solchen Protonemen auch keinen Übergang vom Jugend- in das Folgestadium. Das geht aus der folgenden Tabelle hervor, bei der Protonemen in verschiedenen Lichtintensitäten (verschiedenem Abstand von einer Lichtquelle) kultiviert wurden.

Tabelle 2

| Lux | Chloronema | Caulonema | Knospen |
|---|---|---|---|
| 3000 | + | + + | + + |
| 1750 | + | + | + |
| 1150 | + | ± | — |
| 830 | + | ± | — |
| 640 | + | ± | — |
| 460 | + | — | — |

Source MNHN, Paris

Bei Lichtintensitäten unter 1150 Lux findet man Caulonema nur noch ganz spärlich, bei 460 Lux und weniger wurde auch nach monatelanger Kultur kein einziger Caulonemafaden angelegt. Sehr wahrscheinlich spielt ausserdem auch die Lichtqualität eine Rolle, denn es entstehen unter der Einwirkung von Rotlicht (660 mμ) keine echten Caulonemen, sondern nur sehr lange, wenig verzweigte Chloronemaäste, an denen sich aber Knospen entwickeln können, so dass hier die Knospen unter Umgehung des Caulonemastadiums entstehen können, wie das unter Umständen auch nach Infektion mit Bakterien der Fall ist. Die Differenzierung des Protonemas ist also nach alledem an ganz bestimmte




KURVE 1: Zunahme des Prozentsatzes der neugeteilten Caulonemazellen von etwa 15 Zellen langen Fadenstücken zwischen 18 und 32 Stunden nach der Isolierung (nach Thiede).

Aussenbedingungen geknüpft. Wir können darum von diesem Gesichtspunkt aus durchaus von einem realen Übergang vom Jugend- zum Folgestadium sprechen, denn bei dem Fehlen dieser Bedingungen also ausreichender Beleuchtung, entsprechender Lichtqualität, genügend hoher Temperatur, tritt die Folgeform nicht auf.

h) Der Übergang von Chloronema zu Caulonema kann sich nicht an einer einzelnen isolierten Zelle vollziehen, es ist vielmehr die Verbindung mit einem grösseren Protonema notwendig. Zellen differenzieren sich nicht zu Caulonemazellen aus, sobald sie vom übrigen Protonema abgetrennt werden. Das ist ganz offenbar darauf zurückzuführen, dass ihnen eine stoffliche Komponente fehlt, die sie nicht selbst in genügender Menge bilden können, die ihnen aber normalerweise vom Protonema zugeführt wird. Das haben Versuche von meinen Mitarbeitern und mir sehr deutlich zeigen können. Werden typische Caulonemafäden vom

Source MNHN, Paris

Protonema abgetrennt, isoliert und einzelne Zellen oder eine Anzahl Zellen getrennt weiterkultiviert, so beginnen sie sich nach etwa 18 Stunden zu teilen (THIEDE 1959). Die Teilungsrate erreicht mitunter einen recht hohen Prozentsatz (vgl. Kurve 1), die Chloroplasten nehmen ebenfalls zu und die Zellen verwandeln sich wieder in Chloronemazellen zurück; wir können das eine Rückdifferenzierung nennen.

Die Rückdifferenzierung findet nicht statt, wenn man den isolierten Fadenstücken Substanzen zusetzt, die sich aus älteren Protonemen durch einfaches Filtrieren gewinnen lassen und von denen wir in unseren bisherigen Versuchen feststellen konnten, dass sie hitzelabil sind (ERNST

KURVE 2: Verteilung der Zellteilungen in den verschiedenen Zellen der Caulonemafäden. Die Zellteilungen erreichen zwischen der 5. und 7. Zelle ein Maximum und hören etwa ab 15. Zelle vollständig auf.

1958). Unter Einwirkung dieses Filtrats bleiben die Caulonemen unverändert so erhalten, wie man sie isoliert hat. Sie können im Gegensatz zum ersten Versuch sofort Knospen bilden. Die abfiltrierten Substanzen stellen also tatsächlich das für die Umwandlung verantwortliche Agens dar. Sie geben aber nicht nur einen einmaligen Anstoss zur Differenzierung, sondern sind zunächst auch für ihre Aufrechterhaltung notwendig.

Einen weiteren sehr wesentlichen Schluss können wir darum aus unseren Versuchen ziehen, nämlich, dass die Differenzierung zunächst *labiler* Natur ist — zu ihrer Aufrechterhaltung ist die Nachlieferung einer dafür verantwortlichen Substanz notwendig und erst nach einiger Zeit *stabil* wird. Die Stabilität manifestiert sich vor allem dadurch, dass die Caulonemazellen innerhalb eines Fadens etwa von der 15. Zelle an ihre Teilungsfähigkeit verlieren (Kurve 2), sich also auch nach der Isolierung nicht mehr teilen und damit auch nicht mehr in Chloronemazellen zurückverwandeln können. Auf eine Phase labiler Differenzierung folgt also schliesslich der stabile Zustand (der allerdings, wie vor allen

Source MNHN, Paris

Dingen die zytologischen Untersuchungen gezeigt haben, sehr rasch zu einem mehr oder weniger starken Altern der Zellen führt).

Am Anfang haben wir als *zweites Kriterium* für einen echten Unterschied zwischen Chloronema und Caulonema ein unterschiedliches Reaktionsvermögen auf bestimmte Reize gefordert. Dazu lassen sich folgende Versuche anführen. Bei einseitiger Beleuchtung wächst das Chloronema immer streng positiv phototrop, und nur das aus der Spore hervorbrechende Keimrhizoid (primäres Rhizoid) ist negativ phototrop ; dagegen reagiert das Caulonema völlig negativ phototrop. Ein Faden, der sich zu Caulonema ausdifferenziert, geht von der positiv phototropen Wachstumsrichtung kontinuierlich in die negative über. Dieser Übergang verläuft parallel mit der morphologischen Veränderung. Mitunter gehen sogar Fäden, die eine Zeitlang als Caulonema gewachsen sind, wieder in Chloronema über, d. h. sie ändern sowohl ihre Wachstumsrichtung, diese wird positiv phototrop, als auch ihre morphologische Ausgestaltung. Die Seitenäste der Caulonemen verhalten sich in reizphysiologischer Hinsicht wie Chloronema, sie wachsen streng positiv phototrop. Da die Knospen solcher Moose, die ein Caulonema besitzen, gewöhnlich in einer bestimmten Beziehung zu diesem entstehen (vgl. S. 24), finden wir sie bei einseitig belichteten Moosen stets auf der lichtabgewandten Seite des Gesamtprotonemas.

Ebenso eindeutig lässt sich eine andere Differenz zwischen dem Jugend- und Folgestadium der Moose aufzeigen. Bringt man zwei rechteckig ausgeschnittene Protonemarasen, die bereits Pflänzchen tragen oder kurz davor stehen, die also schon Caulonema sichtbar ausgebildet haben, in einem gewissen Abstand von einander, etwa 5 mm, auf frischen Agar, so entwickelt sich nach allen Seiten hin neues Protonema, das die Form von Caulonema hat. Nur der Raum, der zwischen den Protonemen liegt, bleibt völlig oder nahezu völlig frei. Es geht demnach von den Protonemen eine Hemmung aus, die ein Auswachsen in diese Zwischenräume verhindert. Unterbricht man die Verbindung zwischen beiden Rasen durch ein Deckglas, so wachsen beide Protonemen bis unmittelbar an das Deckglas heran ; das bedeutet, dass ein hemmender Stoff existiert, der zum Nachbar-Protonema diffundiert. Verwendet man für diesen Versuch jedoch Protonemen, die nur Chloronema enthalten, weil sie einige Monate bei 5°C gewachsen waren, so wachsen die Protonemen ungehemmt aufeinander zu, wie es in der folgenden Tabelle 3 dargestellt ist. Die Hemmung wird also nur von einem Protonema ausgeübt, das sich in « Caulonemareife » befindet. Aber sie erstreckt sich auch nur auf die Caulonemen ! Chloronemen dagegen hemmen das Wachstum nicht, noch können sie selbst gehemmt werden.

Diese unterschiedlichen Reaktionsweisen der beiden Protonemaformen von *Funaria* sind so eklatant, dass sie eine echte Differenzierung des Protonemas beweisen. Wie weit dies für andere Protonemen zutrifft, haben wir allerdings noch nicht geprüft ; dagegen haben wir die rein morphologischen Merkmale von Caulonema oder Caulonema-ähnlichen Stadien bei einer ganzen Anzahl von Moosen, z. B. *Fissidens*, *Barbula*, *Splachnum*, *Leptobryum*, *Bryum*, *Mnium* und *Physcomitrium* beobachten können. Darunter sind nicht nur Moose, die ihre Pflänzchen an der Peripherie des Protonemas, also in einem Hexenring anlegen, sondern auch solche wie z. B. *Physcomitrium*, die gewöhnlich die Pflänzchen

Source MNHN Paris

in der Mitte des Protonemas hervorbringten. Auch bei *Physcomitrium* finden wir aber völlig reguläres Caulonema.

Wir können daher zusammenfassend feststellen, dass sich das Protonema vieler Moose morphologisch und wahrscheinlich auch physiologisch deutlich in zwei Entwicklungsstadien gliedern lässt, eine Jugendform, das Chloronema, und eine Altersform, das Caulonema. Das Chloronema stellt dabei das weniger differenzierte, das Caulonema das differenziertere Stadium, das nur unter ganz bestimmten Bedingungen gebildet wird, dar. In vielen Fällen entstehen die Moosknospen direkt aus dem Caulonema oder in einer ganz bestimmten Lagebeziehung zu ihm, nämlich in der untersten Zelle eines Seitenfadens. Dies ist aber, wie wir ausgeführt haben, kein notwendiges Kriterium für das Caulonema-Stadium. Damit ist wohl eindeutig gezeigt, dass die beiden Protonemaformen bei vielen Moosen eine Realität darstellen, die bei entwicklungsgeschichtlichen und entwicklungsphysiologischen Untersuchungen unbedingt zu berücksichtigen ist.

Tabelle 3

| Vorkultur des Protonemas in | Weiter kultiviert in 5° | Weiter kultiviert in 20° |
|---|---|---|
| 5° | keine Hemmung | unregelmässige Hemmung |
| 20° | schwache Hemmung | vollständige Hemmung |


## Résumé

Deux critères sont donnés par lesquels il peut être démontré qu'il s'agit chez le caulonema d'un véritable état de différenciation. Ces critères sont les suivants : 1° le caulonéma se développe seulement dans des conditions définies ; 2° sa réaction physiologique peut être nettement distincte de celle du chloronéma. L'état de différenciation du caulonéma est d'abord « labil » (instable) et ne devient « stabil » (stable) qu'au bout d'un certain temps.


## Literatur


Allsopp (A.) und Mitra (G. C.). — The morphology of protonema and bud formation in the Bryales (*Ann. Bot.*, **22**, 95-115, 1958).

Bopp (M.). — Ein Beitrag zur Differenzierung im Moosprotonema (*Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **67**, 177-184, 1954).

Bopp (M.). — Die Beziehung zwischen Protonemaalter und Knospenbildung bei Laubmoosen (*Rev. Bryol. et Lichén.*, **26**, 169-176, 1957).

Bopp (M.). — Versuche zur Analyse von Wachstum und Differenzierung des Laubmoosprotonemas (*Planta*, **53**, 178-197, 1959).

Ernst (M.). — Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Mutanten von *Funaria hygrometrica* (Diss. Freiburg i. Br., 1958).

Kotler (L.). — Différentes formes de croissance et développement du protonema de *Funaria hygrometrica* en culture *in vitro* (*C. R. Acad. Sc.* (Paris), **242**, 1755-1758, 1956).

Stronval (C.). — Expériences sur les stades de développement de la forme filamenteuse en culture de *Funaria hygrometrica* L. (*Bull. Soc. bot. Belg.*, **79**, 48-78, 1947).

Thiede (L.). — Die Teilungsrhythmik in isolierten Caulonemafaden (Staatsexamensarb. Freiburg i. Br., 1959).


Source MNHN, Paris

# Remarques sur les affinités entre les Mousses primitives

par H. Gams (Innsbruck)

Malgré les nombreux efforts d'élucider la phylogénie des Mousses, comme ceux de S. O. Lindberg, F. Brotherus, M. Fleischer, L. Loeske et bien d'autres, il règne encore beaucoup de confusion. Nous pouvons distinguer trois directions principales : La première suivie déjà par Hedwig et préconisée surtout par Schimper et Limpricht, range les Cleistocarpes et les Gymnostomés, considérés comme les plus simples, avant les Stegocarpés à péristome. Depuis que Führohr, Hampe, Lindberg, Goebel, Brotherus, Fleischer et d'autres ont reconnu les Cleistocarpés (en partie à l'exception des *Archidium*) et du moins la majorité des Gymnostomes (à l'exception de quelques genres à traiter plus tard) comme polyphylétiques et dérivés de familles à péristome simple (Aplopéristomiés de Hübener, Haplolepidés de Philibert) ou double (Diplopéristomiés ou Diplolépidés), cette classification n'a été appliquée après 1900 que par peu d'auteurs (p. ex. G. Roth et J. Amann).

Une seconde direction qui remonte déjà à Dillenius, Linné et Haller, se base presque exclusivement sur les caractères végétatifs du gamétophyte, acrocarpe ou pleurocarpe. Schimper et Limpricht placent les Polytrichales et Buxbaumiales à la fin des Acrocarpes, Fleischer et Brotherus après les Pleurocarpés. Les Tétraphidacés et *Schistostega* ont été rangés déjà par C. Müller, Schimper et Limpricht et encore plus tard p. ex. par Brotherus, Fleischer et Reimers, entre les Funariales et Embryales, en négligeant tous les caractères du protonéma, du sporogone et de l'écologie.

La troisième direction est basée surtout sur les caractères du sporogone et en partie sur la chorologie et écologie. Elle commence avec les ouvrages de Mitten (1859-69), S. O. Lindberg (1862-79), Braithwaite (1880-87) et est suivie du moins en partie par Fleischer (1900-23), Loeske (1910), Dixon, Podpera, L. Savicz et d'autres. La primitivité des Andréacées ou Schizocarpes qui présentent une affinité étroite avec les Jungermaniés, est généralement reconnue, de même aussi celle des Elasmodontes et Nématodontes de Mitten, Anarthrodontes de Braithwaite ou Archidontes de Fleischer et Lotsy.

L'Andraeacée subantarctique *Acroschisma wilsonii* relie, comme a remarqué p. ex. Loeske, les *Andreaea* à sporogone fendu presque comme

Source MNHN, Paris

dans les Jungermaniés, avec les Tetraphidacés dont le peristome est le plus primitif des Anarthrodontes et de tous les Peristomiés. La station péruvienne de l'*Arrasclusma* rattache son aire subantarctique à celle des Tétraphidacées confinées à l'hémisphère boréal, à tendance nettement océanique (amphipacifique et amphiatlantique).

Le genre gymnostome et monotypique *Schistostega* a déjà été placé à côté des Tétraphidacées par SCHIMPER, LIMPRICHT, FLEISCHER et BROTHERUS, mais sans les séparer des Arthrodontes. DIXON (1932) semble le premier qui a reuni non seulement avec BRAITHWAITE les Tétraphidacées (Élasmodontes) avec les Nématodontes (Polytrichales, etc.) comme Anarthrodontes ou Archidontes, mais qui a reconnu également l'affinité de *Schistostega* avec *Tetrodontium* et *Tetraphis*. L'aire de *Tetraphis pellucida* embrasse non seulement celle des autres *Tetraphis* et du *Tetrodontium* (voir les cartes d'ABRAMOVA), mais aussi toute l'aire disjointe de *Schistostega* (voir ma carte de 1928) dont le protonéma luisant et photophobe est assez voisin des protonèmes à arhuscule des *Tetraphis* (cf. WALLNER) et surtout des *Tetrodontium* également nettement photophobes. L'aire et l'écologie du *Calomnium* que FLEISCHER et DIXON ont placé dans le même groupe, BROTHERUS auprès des Mniacées, n'appuie guère le premier point de vue.

Les Polytrichacées et Dawsoniacées, placées déjà par LINDBERG et BRAITHWAITE et plus tard par DIXON, PODPERA et Mme SAVICZ auprès des Tétraphidales, méritent bien cette position et non pas celle attribuée par FLEISCHER et BROTHERUS après les Diplolépidées pleurocarpées, à cause de la morphologie surtout du gamétophyte. L'ancienneté de ces familles est prouvée non seulement par leur distribution actuelle parfaitement analogue à celle des Andreaeacées, avec centre antarctique, mais aussi par l'apparition de Polytrichacées déjà dans le Carbonifère, avant toutes les autres Mousses, tandis que les Arthrodontes et surtout les Diplolepidées sont certainement beaucoup plus jeunes.

Parmi les Arthrodontes, les Dicranales sont les plus anciennes, non pas les Fissidentacées et certains genres gymnostomes et cleistocarpes. La distichie des Fissidentacées, des *Bryoxiphium* et *Distichium* n'est certainement pas primitive (voir LOVE), mais dérivée de la Tristichie des *Tristichium*, des autres Ditrichacées et Dicranacées.

La supposition que les *Archidium* auraient des relations directes avec des Hépatiques ou *Andreaea*, a été réfutée définitivement par FLEISCHER, BROTHERUS et LOESKE. La gymnostomie des *Bryoxiphium* et *Tristichium* et la cleistocarpie des *Archidium*, *Pleuridium* etc. me semblent également secondaires. Je ne vois pas la raison pourquoi p. ex. le *Pleuraphascum* de Tasmanie a été placé dans les Dicranales et non pas p. ex. dans les Funariales.

S'il est fort douteux qu'il y ait une cleistocarpie et une gymnostomie primitive, il faut reprendre la question de la position des *Sphagnacées* que la majorité des bryologues rangent avant les Péristomiés et même avant les Andreaeacées. A mon avis, aucun des caractères évoqués pour prouver une parenté avec les Hépatiques et les Andreaeacées, n'est convaincant, ni le protonéma foliacé qui se retrouve p. ex. dans les Tétraphidales et Buxbaumiales, ni la formation d'un pseudopode, dans le sens de BRIDEL, mais qui n'est, d'après LINDBERG et GOEBEL, qu'une formation secondaire de la vaginule, ni les spores trilètes qui se retrouvent non seulement dans

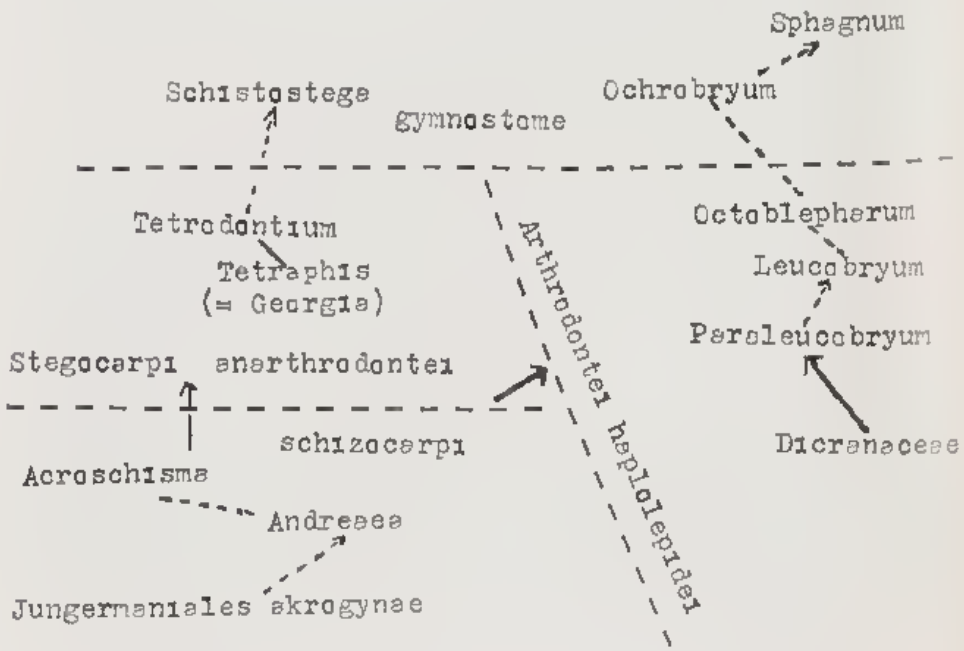
Source MNHN, Paris

certaines Hépatiques, mais aussi dans d'autres Mousses (p. ex. *Hedwigia*) et Ptéridophytes. La formation du tissu sporifère et de la columelle est assez variable aussi dans les Arthrodontes. Aucun de ces caractères ne suffit, comme ont déjà remarqué C. Müller et surtout Goebel, pour séparer les Sphagnacées complètement des Bryinées. La réduction des rhizoïdes et des stomates du sporogone sont des caractères nettement secondaires, de même la ramification verticillée qui manque encore dans certaines espèces probablement des plus anciennes, comme *Sph. Pylaiei* var. *sedoides* et *macrophyllum* (*Isocladus* Lindberg).

Le caractère le plus saillant des Sphaignes, la structure hétérodictyée des feuilles, ne se retrouve dans aucune autre famille que dans les Leucobryacées, comme ont également remarqué Lindberg, C. Muller, Limpricht, Goebel et Warnstorf. La feuille unistrate des Sphaignes correspond à la feuille pluristrate des Leucobryacées et celle-ci à la nervure compliquée des *Paraleucobryum* et autres Dicranacées. Le sporogone des Sphaignes est certainement très différent de celui des Dicranacées et *Leucobryum*, mais il existe des genres intermédiaires, comme les *Ochrobryum* aussi gymnostomes que les Sphaignes, à aire tropicale qui coïncide avec celle de beaucoup de Sphaignes. Le genre *Sphagnum* paraît donc plus jeune non seulement que les Andreaeacées et Polytrichacées qui semblent avoir atteint leur aire holarctique déjà pendant les glaciations paléozoïques, mais plus jeune que les Dicranacées et Leucobryacées. Nous ne connaissons aucune trouvaille fossile de Sphaignes antérieure au Crétacé, la plus ancienne connue du Crétacé supérieur de Disko en Groenland (décrite par Arnold).

Tous ces faits semblent prouver que toutes les Mousses cleistocarpes et gymnostomes dérivent d'ancêtres à péristome et que les Anarthrodontes sont plus primitifs que les Arthrodontes.

Les relations décrites ici peuvent être représentées de la façon suivante :




Source MNHN, Paris

## Bibliographie


Abramova (A.). — De speciebus generis *Tetraphis* Hedw. (*Not. syst. Inst. cryptog. Leningrad*, VII, 1951, et *Flora pl. cryptog. URSS*, III, 1954).

Arnold (Ch. A.). — Microfossils in Greenland coal (*Michigan Acad.*, XV, 1931).

Braithwaite (R.). — The British Moss Flora (1880-1887).

Brotherus (F.). — Musci in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1909, 2e éd. 1924-1925.

Dixon (H. N.). — The student's handbook of British Mosses 1896, 3e éd. 1924.

— Classification of Mosses (*Manual of Bryology*, 1932).

Fleischer (M.). — Natürliches System der Bryales (*Hedwigia*, 1918-1920).

— Die Musci der Flora von Buitenzorg (1900-1923).

Gams (H.). — *Schistostega* in *Pflanzenareale* II. 1, 1928.

— Systematic relations among primitive Mosses (*Proc. int. Bot. Congress*, Montreal 1959).

Goebel (K.). — Organographie II, 2e éd. 1915, 3e éd. 1930.

Grout (A. J.). — Moss Flora of North America 1928-40.

Hampe (E.). — Prodromus Florae Hercynicae 1836 ; Flora Hercynica 1873.

Hübener (J. W. P.). — Muscologia Germanica 1833.

Limpricht (K. G.). — Laubmoose in Rabenhorst (Kryptogamenflora 1890-1904).

Lindberg (S. O.). — Torfmossarnas byggnad, utbredning och systemat. uppställning 1862.

— Musci scandinavici in systemate novo naturali disposit 1879.

Loeske (L.). — Studien zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Laubmoose, Berlin 1910.

Löve (A. et D.). — Studies on *Bryoxiphium* (Bryologist, 56, 1953).

Mitten (W.). — Musci Indiae Orientalis 1858 ; Musci Austro-Americani 1869.

Müller-Hal. (K.). — Synopsis Muscorum frondosorum 1849-1851 ; Genera Muscorum 1901.

Philibert. — Études sur le péristome (*Rev. Bryol.*, 1884).

Podpera (J.). — Conspectus Muscorum Europaeorum. Praha, 1954.

Reimers (H.). — Musci in Engler. Syllabus éd. 11, 1954.

Roth (G.). — Die europaischen Laubmoose 1904-1905.

Savicz-Ljubitzkaja (L. I.). — Sfagn. mchi eur. tch. USSR 1936 (*Fl. pl. crypt. USSR*, I, 1952 et III, 1954).

Schimper (W. Th.). — Mémoire pour servir à l'histoire des Sphaignes, Paris, 1857.

— Versuch einer Entwickelungsgeschichte der europäischen Torfmoose, Stuttgart, 1858.

— Synopsis Muscorum europaeorum 1860.

Wallner (J.). — Zur Klärung der Frage nach dem morphologischen Wert der Protonemabäumchen von *Georgia pellucida* (*Hedwigia*, 1932).

Warnstorf (C.). — Die europaischen Torfmoose. Berlin, 1881.

— Sphagnales in Engler, *Pflanzenreich* 1911 (2e éd. 1958).


Source MNHN, Paris

# The Geological Annals of Bryophyta

L. I. Savicz-Liubitzkaja and I. I. Abramov

In the recent Plant Kingdom the type Bryophyta comprises numerous representatives of one common line of evolution. In the course of its separation this branch has attained a high degree of subdivision, having retained common features of ontogeny.

The history of the development and the genetic connections of plant organisms are revealed by means of a complex of different methods. Among these methods only the palaeobotanical method is capable of solving the problem of the time of separation of one or the other bryophytes group and supplying precise data concerning their geological age.

It has become urgent to summarize the available information concerning the fossil Bryophyta that has been published in different articles up to the present time. The lack of a clear notion of the ample evidence, that has been already accumulated, frequently leads either to the absolute denial of the significance of the palaeobotanical method for the investigation of the history of the bryophytes or to the restriction of its tasks.

A great diversity of the species composition of the type Bryophyta in the recent time is in striking contrast with the scantiness of the known fossil species.

At present the world's flora of Bryophyte comprises about 10 000 known species of liverworts (Hepaticae), including hornworts — Anthocerotae, and about 25 000 known species of mosses (Musci).

At the same time only a relatively few fossil representatives of Bryophyta are known as yet, viz. about 200 Pre-Quaternary species and somewhat over 300 Quaternary species.

The bryophytes for the most part belong to such organisms as require microscopical investigation for their detection and study, which is furthermore impeded by their poor preservation. The fossil remains most frequently encountered are fragments of stems and branches with leaves and of thalli. It is not always possible to determine the latter with sufficient precision because of their great similarity to the remains of other fossil thalloid plants.

A characteristic feature of the fossil bryophytes is the relative stability of their anatomical and morphological characters persisting almost throughout their long geological history. This always makes it necessary

Institut Botanique de l'Académie des Sciences de l'URSS, Section de Cryptogamie, Rue Prof. Popov 2, Leningrad P-22, URSS.

Source MNHN Paris

to compare fossil and recent specimens. The successful determination of the representatives of fossil floras is possible only on the basis of a very good knowledge of the entire diversity of the generic and specific characters of the recent bryophytes.

This explains the obvious fact that the most fruitful investigations of the fossil bryophytes have been accomplished by such eminent bryologists as SCHIMPER, PHILIBERT, DIXON, STEERE, SZAFRAN and such palaeobotanists as WALTON, HARRIS, LUNDBLAD, who have devoted their work to special and comprehensive study of the fossil representatives of this type of plants.

The investigations of fossil bryophytes are in progress for over a hundred years, but only recently it began to attract more attention.

The start of these investigations was made by BRONGNIART (1828). On the basis of the Tertiary specimens from France BRONGNIART (1828) has described four fossil mosses of uncertain affinity an artificial collective genus *Muscites* Brongn. and later (BRONGNIART, 1819) an artificial collective genus *Marchantites* Brongn. for the thalloid liverworts of uncertain affinity.

The later investigations of the Eocene Amber floras have considerably extended our knowledge of the fossil bryophytes. GOEPPERT (1815) has established a collective genus *Jungermanites* Goepp. for leafy liverworts.

The most complete information on the Amber Acrogynous Jungermaniales is given in the work of R. CASPARY (1886) and also in his posthumous works (CASPARY, 1906, 1907) published by R. KLEBS.

Much later an article was published by MAGDEFRAU (1957), in which a new species of the genus *Frullania* and a new species of the genus *Muscites* from the Baltic Amber are described.

The study of the fossil bryophytes without using microscopic technique is typical for all the palaeobotanical works of the nineteenth century. Consequently, many determinations made at that time have to be regarded as hardly reliable. The almost total absence of investigations devoted exclusively to fossil bryophytes is another very characteristic feature of the palaeobotanical research of those years. Both liverworts and mosses were usually included in the general lists of species of the fossil flora.

The specialization of many palaeobotanists in the study of the floras of definite geological periods persists in the twentieth century, which determines to a great degree the content of palaeobotanical works as that of the traditional fossil floras. Consequently the descriptions of new species and new genera of the fossil bryophytes are still to be found in the comprehensive floristical works of such palaeobotanists as A. N. KRYSHTOFOVICH, KNOWLTON, REID, BERRY, KIRCHHEIMER and others and only a part of these descriptions is based on the determinations made by bryologists (E. BRITTON, DIXON and others).

At the same time the specialization of palaeobotanists in definite systematic groups of plants is steadily progressing, the works devoted specially to fossil bryophytes consequently becoming more and more frequent.

Thus, detailed investigations of liverworts have been carried out by WALTON (1923, 1925, 1928, 1949, 1953), who has applied new methods of investigation affording the possibility of microscopic study of the material.

Source MNHN Paris

The detailed study of the genus *Naiadita* Buckm. emend. Harris has been successfully undertaken by Harris (1931, 1937, 1938, 1939, 1942) alongside of the investigation of other liverworts.

Lundblad (1954, 1955) has performed interesting investigations that have elucidated the intricate problem of the true systematic position of certain liverworts, mainly Marchantiales.

This author has also made one of the first reviews of the history of the investigation of fossil liverworts, dealing however, only on certain particular questions.

Dixon (1927) has made an exhaustive review, where all the statements known up to that time are indicated.

Steere (1946) has revised the North American fossil mosses and liverworts, but his work has also acquired a general methodogical significance, especially in the questions of nomenclature.

The works of the Polish bryologist B. Szafran (1948, 1949, 1958), who has studied microscopically, with the use of phantom'erography, the mosses from the deposits of these ages, are of great significance for the study of the Pliocene and Miocene mosses.

For a long time there has been no evidence whatever concerning the fossil peat-mosses (*Sphagnum*). Consequently, even an opinion of their origin only as late as in the Quaternary period was expressed. But Arnold (1932, 1947) has discovered a fragment of a branch leaf of a *Sphagnum* sp. from the Upper Cretaceous lignites of Greenland. Later the leaves and spores belonging to the genus *Sphagnum* have been found by Rüssinger (1950) in the Jurassic deposits (Lias) near Nuremberg in Bavaria. Now, after these finds, there are no reasons to doubt the reliability of the records of other finds of the fossil *Sphagnum*, since its spores are widely known beginning from the Jurassic and, especially, in the Tertiary period, including the USSR.

During the recent years, in connection with the progress of the method of spores and pollen analysis much attention is paid also to the study of the spores of bryophytes.

The differences in the size, shape and sculpture of spores between the different genera of liverworts (mainly thalloid, i. e. Marchantiales and the Anacrogynous Jungermaniales) on the one hand and between liverworts and mosses on the other hand are very conspicuous, but the only distinction so far recognized in mosses is between the spores of the subclass Bryineae and those of the genus *Sphagnum*. Recently on the basis of his studies of spores from peat, Terasmae (1955) has established certain « palynological » differences in sculpture between the spores of different species of *Sphagnum*.

Until recently all the available evidence on the Pre-Quaternary fossil mosses found in the U.S.S.R. amounted to descriptive records (occasionally with the descriptions of new species) in the works of I. F. Schmalhausen (1887), M. D. Zalessky (1937), A. N. Kryshtofovich (1920, 1929, 1931, 1937), A. N. Kryshtofovich and V. D. Prynada (1932, 1933) and other palaeobotanists. The mosses hitherto known from the U.S.S.R. were one species of the genus *Muscites* Brongn. and one species of the genus *Callicergon* Kindb.; the liverworts hitherto known were one species of the genus *Hepaticites* Walt., one species of the genus *Marchantites* Brongn. and seven species of the genus *Thallites* Walt.

Source MNHN, Paris

A review of the fossil mosses of the world made by L. I. Savicz-Ljubitzkaja was published in 1951, the articles by A. L. Abramova and I. I. Abramov on the Pliocene mosses of the Western Transcaucasia appeared in 1955, 1958 and 1959, the article by the same authors on the mosses from the Pliocene of the Lower Kuma and the article by M. F. Neuburg on the mosses from the Permian deposits of the Kuznetsk and the Pechora basins were published in 1956.

Thus, the following genera of the Pre-Quaternary mosses have been discovered in the U.S.S.R. in addition to those previously known : *Neckera* Hedw. (3 species), *Homalia* (Brid.) Br. et Sch. (2 species), *Thamnium* Br., Sch. et Gümb. (1 species), *Isothecium* Brid. (1 species), *Echinodium* Jur. (1 species), *Clasmatodon* Hook. et Wils (1 species), *Hylocladium* Br. et Sch. (1 species), *Anomodon* Hook. et Tayl. (2 species), *Claopodium* (Lesq. et James) Ren. et Card. (3 species), *Thuidium* Br. et Sch. (2 species), *Platyhypnidium* Fleisch. (1 species), *Drepanocladus* (C. Müll.) Roth (1 species), *Homolothecium* Br. et Sch. (1 species), *Pleuropus* Griff. (1 species), *Brachythecium* Br. et Sch. (3 species), *Cirriphyllum* Grout (1 species), *Eurhynchium* Br. et Sch. (1 species), *Hypnum* Hedw. (1 species), *Clenidium* (Schimp.) Mitt. (1 species), *Gollania* Broth. (1 species), *Hylocomiastrum* Fleisch. (1 species), *Inita* Neuh. (3 species), *Uskatia* Neuh. (1 species), *Polyssaiwia* Neuh. (1 species), *Bujdaiwia* Neuh. (1 species), *Prohosphumum* Neuh. (1 species).

It is already a long time since an erroneous opinion has become established that the Pre-Quaternary bryoflora is very poor. The list of species hitherto known, however, does not reflect the actual species composition ; it is but an evidence of our as yet insufficient knowledge. Still, it was considered to correspond to the actual presence of remains of bryophytes in the deposits.

Several different suggestions have been made for the explanation of this presumed poverty of the Pre-Quaternary bryoflora. Some authors considered the late phylogenetic development of the bryophytes to be the cause of this phenomenon. Others regarded as the main cause the absence in the bryophytes of vascular and cuticular tissues characteristic of higher plants and capable of long preservation. The third viewpoint was that the poorer preservation of mosses in the course of fossilization is partly the consequence of the peculiarities of their cell walls, in which cellulose constitutes only a small proportion of their composition and also the result of the delayed appearance in the cellwalls of a substance preserving from decay, viz. « sphagnol » (phenol glycoside).

However, recently M. F. Neuburg (1956), having applied the modern method of investigation, has discovered in the Permian deposits rather numerous of mosses with excellently preserved cellular structure.

On the basis of her material M. F. Neuburg explains the scarcity of palaeobotanic finds of fossil bryophytes by the insufficient attention paid to their investigation.

From the standpoint of the development of the methods of research the history of the investigation of fossil bryophytes may be subdivided into the following three periods :

1. The studies of the impressions and the inclusions in the amber without microscopic examination (1828-1912) ;

Source MNHN Paris

2. The studies of fossil specimens of bryophytes with the use of the microscopic method of investigation (1919-1947);

3. The studies of fossil bryophytes with the use of special methods of selection of samples and, at the same time, the microscopic examination (1948-1959).

The use of the most modern methods of the investigation of bryophytes made it possible to revise the old determinations, to transfer some species from the genus *Thallites* to the genus *Hepaticites*, i. e. to determine more precisely their systematic position as liverworts, as was the case with *H. arcuatus* (Lindl. et Hutt.) Harris, and also to establish the true systematic position of some other fossil specimens (e. g. *Marchantites Hallei* Lundh.).

The rare finds of fossil bryophytes account for the insignificant progress of the palaeobotanical investigation of this type of plants comprising numerous representatives, and widespread throughout all the continents. Until recently the fossil representatives of bryophytes have not acquired any stratigraphical significance and their investigation contributed but little to the establishment of phylogenetic relations. Nevertheless one cannot but agree with M. F. Neuburg that this group, were it studied thoroughly and systematically, would acquire important significance for the stratigraphy of the continental deposits of different age.

The works of Harris and Lundblad show great possibilities of establishing the details of the history of evolution of liverworts on the basis of the results obtained, while the data obtained by Neuburg may be successfuly used for the elucidation of the history of mosses.

The experience accumulated in the course of the long-time investigations of fossils organisms leads to a conclusion that the classification of the fossil species must be based on the same phylogenetic system as that adopted for the classification of the recent species. However the bad preservation of the fossil specimens and the incompleteness of our knowledge of their morphological and anatomical characters have compelled the investigators to establish artificial collective genera for some fossil bryophytes such as the above-mentioned genera *Thallites, Hepaticites, Marchantites, Muscites*, etc.

Some of these collective genera, in consequence of the characters on which their distinction is based, will always remain artificial, serving solely for the convenience, of the classification of the material accumulated. The species composition of these genera may change (*Thallites, Hepatirites, Muscites*). Another category of fossil genera are those of uncertain systematic position.

Further investigation and new materials will make it possible to find out the affinities and determine more precisely the span of these genera.

In the investigation of the fossil bryophytes there is usually no necessity to have a complex of several vegetative organs for the determination of a fossil specimen.

The necessity to have additionally at least some of the vegetative organs arises only in the cases of finding of isolated sporogones.

It was suggested by Philibert in the work of Sapporta (1868, 1888) that all the fossil sporogones of mosses, which it would prove impossible to identify as belonging to any definite known genus, should be assigned to the collective genus *Palaeothecium* Saporta.

Source MNHN, Paris

In the classification of the fossil bryophytes unamenable to more precise determination collective genera are established as analogues of high-rank taxa (classes, subclasses, families).

The actual systematic position of fossil bryophytes is determined more precisely by assigning them to a genus (or genera) analogous to a lower-rank taxon. The collective genera are usually given a name that is a modified name of some genus typical for the corresponding family or an altered name of the family or the class.

Walton (1925) has revised critically the nomenclature of fossil liverworts. He has established a genus *Hepaticites* for the fossil thalloid plants, possessing certain characters of liverworts, e. g. unicellular and non-branching rhizoids.

The name *Marchantites* was once widely used for all the plant remains resembling externally the genus *Marchantia* L.. Walton has suggested a new genus *Thallites* for thalloid plants of uncertain affinity, previously considered as *Marchantites*; the genus *Marchantites* should then be restricted only to liverworts, similar to the generic type *Marchantites sezannensis* Sap., in which air pores, ventral scales, pedunculate reproductive organs and the gemma cups on thallus, characteristic of Marchantiales, have been discovered.

Lundblad (1955) has suggested to constrict the span of the genus *Marchantites* to still narrower limits, confining it to the members of the suborder Marchantiineae only and excluding therefrom the members of the other two suborders, viz. Sphaerocarpiineae and Ricciineae. However, Marchantiineae include, besides the family Marchantiaceae, a number of other families. Likewise the genus *Marchantia* is not the only genus in this group that may be encountered in the course of studying the fossil material. This is why Britta Lundblad, on the basis of the Jurassic (Lias) specimens from Sweden, has described a new genus *Marchantiolites* Lundb., classifying it as belonging to Marchantiineae, and a new genus *Ricciopsis* Lundb., belonging to Ricciineae.

Thus, the use of the most modern methods of investigation of fossil specimens has enabled Lundblad to determine the systematic position of these specimens still more precisely.

Having critically revised the nomenclature of the fossil American liverworts, Steere (1946) has changed the span of the genus *Jungermanites* Goepp., limiting it to the Acrogynous Jungermaniales. For the fossil Anacrogynous Jungermaniales he has suggested a new genus *Metzgeriites* Steere.

The revision by Steere of the nomenclature of mosses was based on similar principles. He reserves the collective genus *Muscites* for fossil plants undoubtedly belonging to the class *Musci*, the systematic position of which cannot be determined more precisely.

In the paper by Townrow (1959) the attention is paid to the mode of segmentation of leaf cells and to the shape of the apical cell of the leaf, i. e. the characters in which leafy mosses distinctly differ from leafy liverworts. According to his opinion the character of segmentation of leaf cells may be of a greater diagnostical value than the differences in the rhizoid structure, since some liverworts, like mosses, have articulate or branching rhizoids. Furthermore, the cellular structure of a leaf is frequently better preserved than rhizoids.



Source MNHN, Paris

It has been suggested to assign the fossil mosses, similar in their characters to the mosses of the order Polytrichales to the genus *Polytrichites* E. Britt.

The genus *Dicranites* Klebs (Caspary, 1906) is considered as related to the fossil Acrocarpous mosses, the generic appurtenance of which is uncertain.

Steere has established a new genus *Paludohypnum* Steere for the fossil Pleurocarpous mosses of uncertain Systematic position, considering the genus *Hypnum* to be much too overloaded, despite the fact that the recent understanding of this genus permits the inclusion in it of but a strictly limited group of species. However, as early as in the middle of the nineteenth century Ettingshausen (1853) in describing *Hypnites haueriangianus* Ettingsh. from the Eocene of Haering in Austria, that has been compared by Schimper (1869, 1871) with *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Moenkem., has suggested the generic name *Hypnites* Ettingsh. for the fossil Pleurocarpous mosses. We consider it possible to retain both generic names. The fossil Pleurocarpous mosses, the leaves of which have a single simple nerve, should be assigned to the genus *Hypnites*, while those without a nerve or with a double nerve should be considered as the species of the genus *Palaeohypnum*.

Recently M. F. Neuburg (1956) has suggested to introduce new generic names for fossil mosses if there be any characters permitting to distinguish the different generic groups. Proceeding from these quite natural positions that have long been adopted in the taxonomy of Bryophyta, Neuburg has established the genera practically according to their stratums (*Polytrichaesaievia* Neuh., *Uskatia* Neuh., *Baidaievia* Neuh., *Intia* Neuh.). Therefore she has to a great extent reverted to the old principles of that time when every specimen used to be described as a separate species. The difference in this instance virtually amounts to the raising of the taxonomic rank of the specimen described from species to genus. The genus *Intia* includes the species which, so far as it can be inferred from the descriptions and drawings, are not at all closely allied and may belong even to different families. As for the genus *Protosphagnum* Neuh., it has been named by Neuburg on the basis of its presumed by her affinity with the genus *Sphagnum* Ehrh. However, the presence of a nerve in *Protosphagnum* is in controversy with this presumption.

Thus, the nomenclature adopted for the fossil bryophytes admits both the artificial collective and the natural genera, the establishing of which requires not only detailed studies, but also the elucidation of their systematic position.

Now that the data obtained in the course of the investigation of the fossil bryophytes with the use of the modern methods are generalized, it can be assumed, especially on the basis of studying the bryophyte spores, that in the past epochs the bryophytes had been distributed almost all over the world.

In the deposits of the Cenozoic Era (Tertiary and Quaternary) the bryophytes are encountered in greater or smaller quantity visibly declining towards the more ancient layers. The bryophytes from the younger deposits of this Era are usually identified with the recent species, more rarely they are regarded as extinct, but belonging to the recent genera. The bryophytes from the more ancient, Pre-Pliocene, deposits are fre-

Source: MNHN, Paris

quently described (sometimes in consequence of their poorer preservation) as the species of extinct genera, the names of which, nevertheless, indicate their close affinity to the recent representatives of Bryophyta (*Marchantites*, *Jungermanites*, *Polytrichites*, *Hypnites*, etc.).

Only a few species of liverworts, belonging to the genera *Marchantites* sens. str., *Marchantiolites* and *Ricciopsis*, possessing the characters, indicative of their affinity to the recent thalloid liverworts, — Marchantiaceae and Ricciaceae, are known from the deposits of the Mesozoic Era.

The collective genera *Hepaticites*, *Metzgeriites* and *Jungermanites* sens. str. are represented in the finds by a single specimen per each genus.

The number of species of the collective genus *Thallites* increases.

The extremely interesting genus *Naiadita* from the Upper Rhaetic of England stands apart. It was found with sporogones, female reproductive organs, gemmae. Harris (1939) compares this genus with the recent genus *Riella* Mont. of the subfamily Sphaerocarpiineae, but it distinctly differs from the latter by the radial structure of its stem and by the presence of a unilateral apical cell in leaves.

The mosses of the Mesozoic deposits have been studied less than liverworts. The genus *Sphagnum*, widespread in the Tertiary period, has been found (leaves and spores) in the Upper Cretaceous lignites of Greenland and in the Jurassic deposits of Bavaria and of the U.S.S.R.

*Muscites Lesquereuxi* Berry, a small petrified moss fragment from the Upper Cretaceous deposits of the U.S.A., has been described. Townrow (1959) has described *Muscites Guescelini* Townr. (compared with the species of the subfamily Leucodontiineae, family Leucodontaceae) from the Middle Triassic deposits of South Africa (series Molteno, Natal).

In the Upper and Lower Permian deposits of the Palaeozoic Era of the Kuznetzk and Pechora basins (in the U.S.S.R.) rather numerous impressions of mosses assigned to the subclass Bryineae have been found. An impression of a thalloid liverwort *Marchantites lorea* Zalessky (Zalessky, 1937) has been found in the Middle Permian deposits of the Urals (Bardinsky layer).

The collective genera *Thallites*, *Hepaticites* and *Muscites* are known from the Upper Carbonaceous deposits of Western Europe, Great Britain and Canada. The species of the genus *Hepaticites* are compared with the recent genera of thalloid Anacrogynous Jungermaniales, while *Muscites polytrichaceus* Ren. et Zeill. is compared with the recent genus *Polytrichum* Hedw. ; *Muscites Bertrandii* Lign. is represented by a petrified moss fragment of uncertain affinity.

According to the data of S. N. Naumova (1939, 1953) the spores of groups of plants higher than Algae have been found in the deposits of the Baltic Soviet Republics as ancient as Pre-Cambrian and Cambrian, while the spores of Bryophyta and Pteridophyta have been found by her in the Silurian and Devonian deposits of the Baltic Soviet Republics and of the « Central Platform ».

The lack of sufficiently complete fossil floras of mosses of uniform age makes it impossible to compare the fossil forms inter se and restricts the investigator to comparisons with the recent bryoflora.

The geographical and age distribution of Bryophyta has undoubtedly existed for a long time although the evidence thereof is scanty and fragmentary.

Source MNHN, Paris

As far as it could be established, seven species of liverworts are known at present for the Palaeozoic Era (the validity of one of them being doubtful) and nine species of mosses (belonging to six genera).

Fourteen species of liverworts have been established for the Mesozoic Era and, besides, for six specimens only their genera have been determined ; most of these species, in consequence of their uncertain systematic position, have been assigned to the genus *Thallites*. The knowledge of the Mesozoic mosses is still scantier and amounts to one representative of the genus *Sphagnum* and two species of the genus *Muscites*.

The Tertiary, especially Upper Tertiary floras, are more rich and diverse ; they comprise 35 species of liverworts belonging to 13 genera and 134 species of mosses, belonging to 75 genera.

The stations of the Palaeozoic fossil liverworts mainly belong to the Holarctic, only two species having been found outside the Holarctic, one in Brazil and one in Australia respectively.

The Palaeozoic mosses are known only from Central Europe and the temperate zone of Eurasia. The stations of the Mesozoic bryofloras are distributed almost similarly : outside the Northern hemisphere, there were some exceptionally rare finds of liverworts in the deposits of South Africa, Australia and Patagonia (one species in each country), while there were some extremely rare finds of mosses in Europe, North America and South Africa (one species in each continent).

The distribution pattern of even Tertiary fossil bryofloras has not undergone substantial changes. Both liverworts and mosses are known mainly from the deposits of Europe and North America ; there were some exceptionally rare finds in Asia, in Australia (only mosses) and the Subantarctic archipelago Kerguelen (only mosses).

Thus, most finds are confined to the temperate zone of the Holarctic and are characterized by a complex of species more thermophilous than the recent species. Among the representatives of the Eocene flora of the Baltic Amber epiphytic liverworts and those growing near trees prevail, including such genera as *Frullania* Raddi, *Lejeunea* Lib., *Marchesinia* S. F. Gray, *Madotheca* Dum., *Radula* Dum., *Plagiochila* Dum., having obvious tropical connections and a greater diversity of species composition, than at present time.

The tropical zone appears to be almost entirely devoid of the stations of fossil mosses, only one species of the genus *Hypnodendron* (C. Müll.) Lindb. having been found in the Amber of Burma. Lately one liverwort species (*Hepaticites cyathodoides* Townr.), having a resemblance with the recent tropical genus *Cyathodium* Kunze and one moss species, *Muscites Gueserlini* Townr., have been recorded from the Trias of South Africa.

The configuration of the distribution of species underwent changes in different epochs and even as late as in the Pliocene the species perfectly identical to the recent ones had substantially different distribution areas. The areas of mosses in the past were wider, which is indicated by the finds of the mosses with Eastern-Asiatic and Australian-Macaronesian affinities in the Kimmerigian deposits of the Caucasus (Abramova and Abramov, 1958, 1959). Subtropical and tropical species, such as *Pleuropus euchloron* (Bruch) Broth., *Ectropothecium* sp. and *Pinnatella* sp. have been found in the Pliocene of Poland (Szafran, 1918), the latter species

Source MNHN, Paris

having also been found in the Pliocene of Rever near the German-Dutch frontier. The bryoflora of the Miocene of Poland contains also many genera akin to the recent moss cover of Europe (SZAFRAN, 1919, 1958), such as *Trachycystis*, *Papillaria*, *Eriodon*, *Macrothamnium*. Similar evidence is afforded by the occurrence of the recent Indo-Malayan species *Ephemeropsis Tjibodensis* Goeb. in Central Europe, in the Eocene (MAGDEFRAU, 1956).

There is as yet no actual possibility to proceed from the survey of the geographical stations of the fossil bryophytes to the geography of the bryophytes of the past epochs. The main drawbacks are the scantiness of finds and the resulting extreme poverty of the species composition of the fossil floras.

Apparently, the world distribution of bryophytes, like that of other plant organisms, was governed in the past by the same principles as it is at present, only modified by the different physico-geographical conditions and ecological adaptability of species.

M. F. NEUBURG (l. c.) believes that the similarity in the structure of the Permian and the recent mosses suggests that both were growing under similar ecological conditions. Hence she concludes that both eutrophic and oligotrophic bogs might possibly have existed in the Angara Land in the Permian period. However a wide range of adaptation of many mosses is combined with their relative morphological conservatism. Thus, high-mountain rock-growing mosses are also found in swamped stretches of the tundra zone. The mosses, growing on trees in the south change their habitats in northern latitudes to stony substrates. In the ecological respect the fossil bryophytes fall into groups and there is no reason to assume the ecological uniformity of those different species that had existed at the same time in different stations.

It is possible to distinguish among the fossil mosses : *a*) aquatic mosses, including the species of the genera *Dichelyma* Myr., *Fontinalis* Hedw., *Hygrohypnum* Limpr., *Cratoneuron* (Sull.) Roth ; *b*) bog mosses, including *Philonotis* Brid., *Calliergon* Kindb., *Calliergonella* Loeske, *Drepanocladus* (C. Müll.) Roth and *c*) probably rock-growing mosses, such as *Grimmia* Hedw., *Kiaeria* Hag.

Still, in the Tertiary deposits forest species prevail both in their number and in their frequency of occurrence in fossil state ; among these species the following should be mentioned : the above named epiphytic species of liverworts and some species of mosses, viz. *Clenidium* (Schimp.) Mitt., *Thuidium* Br. et Sch., *Thamnium* Br., Sch., Gmb., *Homalothecium* Br. et Sch., *Brachythecium* Br. et Sch., *Eurhynchium* Br. et Sch., *Cirriphyllum* Grout, *Neckera* Hedw., *Anomodon* Hook. et Tayl., etc.

As for the Permian fossil mosses, it is to be expected on the basis of their leaf structure, that there are forest species among them too. The least doubt in this respect arises about the species of the genus *Intia*.

At the same time some forest species of mosses widespread at present have not yet been found in the fossil floras.

The species composition of the bryoflora was changing in the course of its history in close relationship with the general geographical changes that took place in consequence of the partial extinction and migrations. This bryoflora apparently contained relict and endemic species that probably will be revealed in the course of time. The facial diversity of

Source MNHN, Paris

environmental conditions had an appreciable effect on the species composition of the bryoflora.

The scarcity of the palaeontological material, that has gained somewhat in amplitude only recently, is one of the causes of the disputability of the systematic position of Bryophyta. The palaeontological data available are as yet too scanty for supporting any of the existing viewpoints on the phylogeny of Bryophyta, especially in view of the reproductive organs of bryophytes almost entirely lacking in the fossil state.

Being the most primitive archaegonial plants, Bryophyta are undoubtedly a very ancient separate line of evolution.

According to the investigations of S. N. Naumova (l. c.) in the Palaeozoic deposits as ancient as Silurian and Devonian, diverse spores are already found belonging to Bryophyta, Pteridophyta and, according to the opinion of A. N. Krystofovich (1956), also to Psilophyta.

The high-rank taxa, viz. liverworts (Hepaticae) and mosses (Musci), have separated a very long time ago, apparently in the Silurian or still earlier. The remains of both, thalloid liverworts and leafy mosses are known from the Carbonaceous and Permian deposits, whereas the leafy liverworts have been preserved only in the Tertiary (Eocene) deposits.

The Permian mosses with their diverse species have a striking resemblance in structure to the recent forms. Townrow (l. c.) also points out that Pre-Tertiary fossil bryophytes in sterile condition greatly resemble the representatives of the recent families and even genera, showing no intermediate characters. At the same time the South African fossil species are not more complicate in their structure than those recent species with which they are compared.

At least the Mesozoic age of Sphagnales is verified by the available palaeobotanical data. There are all reasons to assume that all the principal groups of Bryophyta have appeared as early as by the end of the Palaeozoic Era and that they have been well represented already in the very beginning of the Mesozoic Era.

According to the available palaeontological evidence it may be also assumed, that Hepaticae are a more ancient group than Musci.

## Bibliography


Abramova (A. L.) and Abramov (I. I.). — Mosses from Kimmeridge deposits of Duab (*C. R. Acad. Sc. URSS*, **103**, N. 4, 1955).

Abramova (A. L.) and Abramov (I. I.). — Mosses from the Pliocene of the Lower Kama. A symposium dedicated to the 75th birthday of V. N. Sukatschev, 1956.

Abramova (A. L.) and Abramov (I. I.). — On certain genetic relations among the fossil mosses of the flora of Duab (Abkhazia) (*Botan. Journ.*, **43**, N. 7, Leningrad, 1958).

Abramova (A. L.) and Abramov (I. I.). — Musci Kimmeriensis apud flumen Duab (Abkhasia) (*Acta Inst. Botan. Acad. Sc. URSS*, ser. II, fasc. XII, 1959).

Arnold (Ch. A.). — Microfossils from Greenland coal (*Pap. Mich. Acad. Sc., Arts and Lett.*, **15** (1931, 1932).

Arnold (Ch. A.). — An introduction to Palaeobotany. New York and London. 1947.

Brongniart (A.). — Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe (1. 1828).


Source MNHN, Paris

BRONGNIART (A.). — Végétaux, plantes. Vegetabilia, Plantae, bot. Dictionnaire universel d'histoire naturelle, **13**. Paris, 1849.

CASPARY (R.). Einige neue Pflanzenreste aus dem samländischen Bernstein (Nebst Tafel I. Schriften Kgl. Physikal. Oeconom. Ges. zu Königsberg, **26**. 1886).

CASPARY (R.). Die Flora des Bernsteins und anderer fossiler Harze des ostpreussischen Tertiärs (bearb. von R. KLEBS) (*Abh. geol. Landesanst.*, N. F., H. 4, Berlin, 1906, 1907).

DIXON (N. H.). Musrineae. In Fossilium Catalogus, ed. a W. Jongmanns. II : Plantae, Pars 13, Berlin, 1927.

ETTINGSHAUSEN (C.). Tertiare Flora von Haring in Tirol (*K. K. geolog. Reichsanst.*, **2**, Abt. 3, N. 2, tab. IV, fig. 12, 1853).

GOPPERT (H. R.) und BERENDT (G. C.). — Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt., **1**, Abt. I, Berlin, 1845.

HARRIS (T. M.). The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 1 : Cryptogams (exclusive of Lycopodiales) (*Meddel. Grønl.*, **85**, N. 2, Kobenhavn, 1931).

HARRIS (T. M.). — *Naiadita*, a strange fossil Bryophyte (*Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc.* Nottingham, 1937).

HARRIS (T. M.). The British Rhaetic Flora (*Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 5 pls., 26 text-f., London, 1938).

HARRIS (T. M.). *Naiadita*, a fossil Bryophyte with reproductive organs. (*Ann. Bryol.*, **12**, figs. A-G, Leiden, 1939).

HARRIS (T. M.). — On two species of Hepatics of the Yorkshire Jurassic Flora (*Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 11, **9**, London, 1942).

KRYSHTOFOVICH (A. N.). — Sur la flore du Crétacé de la partie russe de l'île de Sakhaline (*Bulletins du Comité géologique*, **39**. Léningrad, 1920).

KRYSHTOFOVICH (A. N.). — A Liverwort from the Middle Daido Formation of Korea and the Nikan Series of the Manchurian border (*Ann. Soc. Pal. Russie*, 8. Leningrad, 1929).

KRYSHTOFOVICH (A. N.). — The Sarmatian flora of Krynka River (near the sea of Azov) (*Transactions of the Geological and Prospecting Service of the USSR*, Issr. 98, 1931).

KRYSHTOFOVICH (A. N.). Flora Cretacea Sachalinensis. I. Mgatsch et Polovinka. Trudy Dalj'nevostochnogo Filiala A. N. SSSR, ser. Geol., II, 1937 (*Transactions of the Far eastern Branch of the Academy of Sciences of the USSR*, Geol. ser., II, 1937).

KRYSHTOFOVICH (A. N.). — The History of Palaeobotany in the USSR. Moscow, 1956.

KRYSHTOFOVICH (A. N.) and PRYNADA (V.). — Contribution to the Mesozoic flora of the Ussuriland (*Bull. Un. Geol. Prosp. Serv. USSR*, **51**, fasc. **22**, Leningrad, 1932).

KRYSHTOFOVICH (A. N.) and PRYNADA (V.). — Contribution to the Rhaeto-Liassic flora of the Cheliabinsk brown-coal basin, Eastern Urals (*Trans. Un. Geol. Prosp. Serv. USSR*, fasc. 346, Leningrad, 1933).

LUNDBLAD (Britta). — Contributions to the Geological History of the Hepaticae (*Sv. Botan. Tidscr.*, **78**, H. 2, 1954).

LUNDBLAD (Britta). — Contributions to the Geological History of the Hepaticae. II. On a Fossil Member of the Marchantiineae from the Mesozoic Plant-bearing Deposits near Lago San Martin, Patagonia (Lower Cretaceous) (*Botan. Notis.*, **108**, Fasc. 1, 1955).

LUNDBLAD (Britta). — On *Ricciisporites tuberculatus* and its occurence in certain strata of the « Hollviken II » boring in S. W. Scania (*Grana Palinologica*, N. S., **2**, I. Stockholm, 1959).

MÄGDEFRAU (K.). Paläobiologie der Pflanzen. 3 Aufl., Jena, 1956.

MÄGDEFRAU (K.). Flechten und Moose in baltischem Bernstein (*Ber. Deutsch. Botan. Ges.*, **70**, H. 9, 1957).

NAUMOVA (S. N.). Spores and pollen of the coals of the USSR. Proceedings of the XVIIth Session of the International Geological Congress 1937, I, Moscow, 1939.

Source MNHN, Paris

NAUMOVA (S. N.). — Spore-and pollen-complexes of the Upper Devonian of the Russian Platform and their significance for Stratigraphy. Trudy Inst. Geologicheskikh Nauk, vyp. 143, Geol. ser. (N. 60), 1953 (*Transactions of the Institute of Geological Sciences*, fasc. 143, Geol. ser. (N. 60), 1953).

NEUBURG (M. F.). — Discovery of Scale Mosses in Permian Deposits of the USSR (*C. R. Acad. Sc. URSS*, **107**. N. 2, 1956).

REISSINGER (Adolf). — Die « Pollenanalyse » ausgedehnt auf alle Sedimentgesteine der geologischen Vergangenheit. Zweiter Teil (mit Taf. 11-19) (*Palaeontogr.*, **90**, Abt. 13, Paläophytologie, Stuttgart, 1950).

SAPORTA (G.). — Prodrome d'une Flora fossile des travertins anciens de Sézanne (*Soc. Geol.*, 3e sér., **8**, Mém., N. 3, 1868).

SAPORTA (G.). — Dernière adjonction à la Flore fossile d'Aix-en-Provence (*Ann. Sc. nat.*, 7e sér., Botanique, **7-8**, Paris, 1888).

SAVICZ-LJUBITZKAJA (L. I.). — Fossil mosses in the book : Flora Plantarum Cryptogamarum URSS, **3**, Musci frondosi, 2, 1954.

SCHIMPER (W. Ph.). — Traité de Paléontologie végétale, I. Paris, 1869.

SCHIMPER (W. Ph.). — Traité de Paléontologie végétale. Atlas de 110 planches. Paris, 1874.

SCHMALGAUSEN (I.). — Ueber tertiäre Pflanzen aus dem Thale des Flusses Buchtorma am Fusse des Altaigebirges (*Palaeontogr.*, **33**, Stuttgart, 1887).

STEERE (W. C.). — Cenozoic and Mesozoic bryophytes of North America in Symposium on Paleobotanical Taxonomy (*Am. Midl. Naturalist*, **36**, 1946).

SZAFRAN (Br.). — Mosses from the Pliocene deposits of Krościenko in Poland (*Acad. Pol. Sc. Lett. Bull. Intern.*, ser. B, Krakow, 1948).

SZAFRAN (Br.). — *Trachycystis Szaferi* a new species of moss from the Miocene of Poland (*Acta Soc. Botan. Poloniae*, **20**. N. 1, Warszawa, 1949).

SZAFRAN (Br.). — Tertiarian Mosses from Gliwice in Silesia. Monographiae Botanicae, **7**. Krakow. 1958.

TERASMAE (J.). — On the spore morphology of some *Sphagnum* species (*The Bryologist*, **58**. N. 4, 1955).

TOWNROW (J. A.). — Two triassic bryophytes from South Africa (*Journ. of South African Botany*, **25**. p. 1, 1959).

WALTON (J.). — On a new method of investigating fossil plant impressions or incrustations (*Ann. Botan.*, **37**, 1923).

WALTON (J.). — Carboniferous Bryophyta, I, II (*Ann. Botan.*, **39**, London, 1925, 1928).

WALTON (J.). — A Thalloid Plant (cf. *Hepaticites* sp.) showing evidence of growth in situ, from the Coal Measures at Dollar, Clackmannanshire (*Trans. Geol. Soc.* Glasgow, **21**. 1949).

WALTON (J.). — An Introduction to the study of Fossil Plants. Ed. 2, London, 1953.

ZALESSKY (M. D.). — Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile (*Problems of Paleontology*, vol. II-III, Moscow, 1937).

Source MNHN, Paris

# *Lophozia* (Massula) *patagonica* Herzog & Grolle n. sp.

von Rielef Grolle, Jena

---

***Lophozia*** (subgenus Massula) ***patagonica*** Herzog & Grolle n. sp.

*Planta dioica* (solum ♂ visa), *serpens, sphagnicola, tenera, pallidovirens. Caulis ad 2 cm, pallidovirens, ventraliter atropurpurascens, ventraliter rhizoidibus dispersis basi atropurpurascentibus, sectione transversali cellulis non inerassatis, non mucoribus expletis, aequimagnis vel corticalibus distincte majoribus.*

*Folia caulina oblique — ventraliter arcuato — inserta, parum contigua remota, sursum erecta, parum concava (dorsaliter visa), ad 1/3 biloba, longiora quam lata, sinu recto — acuto, lobis satis acutis, saepe apice involutis, lobo dorsali parum angustiore, marginibus integris, ventrali ventraliter ± arcuato. Amphigastria caulina nulla.*

*Cellulae foliorum parietibus tenuibus, trigonis nullis, cuticula laevi, in lobis 40-60 μ, medianae 50-80 μ metientes. Corpora oleosa 30-50 pro cellula, 2-3 μ metientia, homogena. Androecia terminalia vel intercalaria, saepe atropurpurascentia, paucijuga, bracteis saccatis, multum magis inaequaliter biloba quam folia caulina, raro dorsaliter lobulo distincto. Gemmae, antheridia, perianthia et sporogonia ignota.*

Fundort: Chile, Prov. Llanquihue, Hochplateau der Küsten-Kordillere zwischen San Juan de la Costa und Pucatrihue, offene *Sphagnum*-Moorflache im Bereich von Alerce (*Fitzroya patagonica*)-Urwäldern, 800 m., leg. E. Oberdorfer, 1958, no. 216. Typus. Belege in den Herbarien von E. Oberdorfer, Karlsruhe, Erbprinzenstr. 13, und R. Grolle, Jena, Kernbergstr., 59.

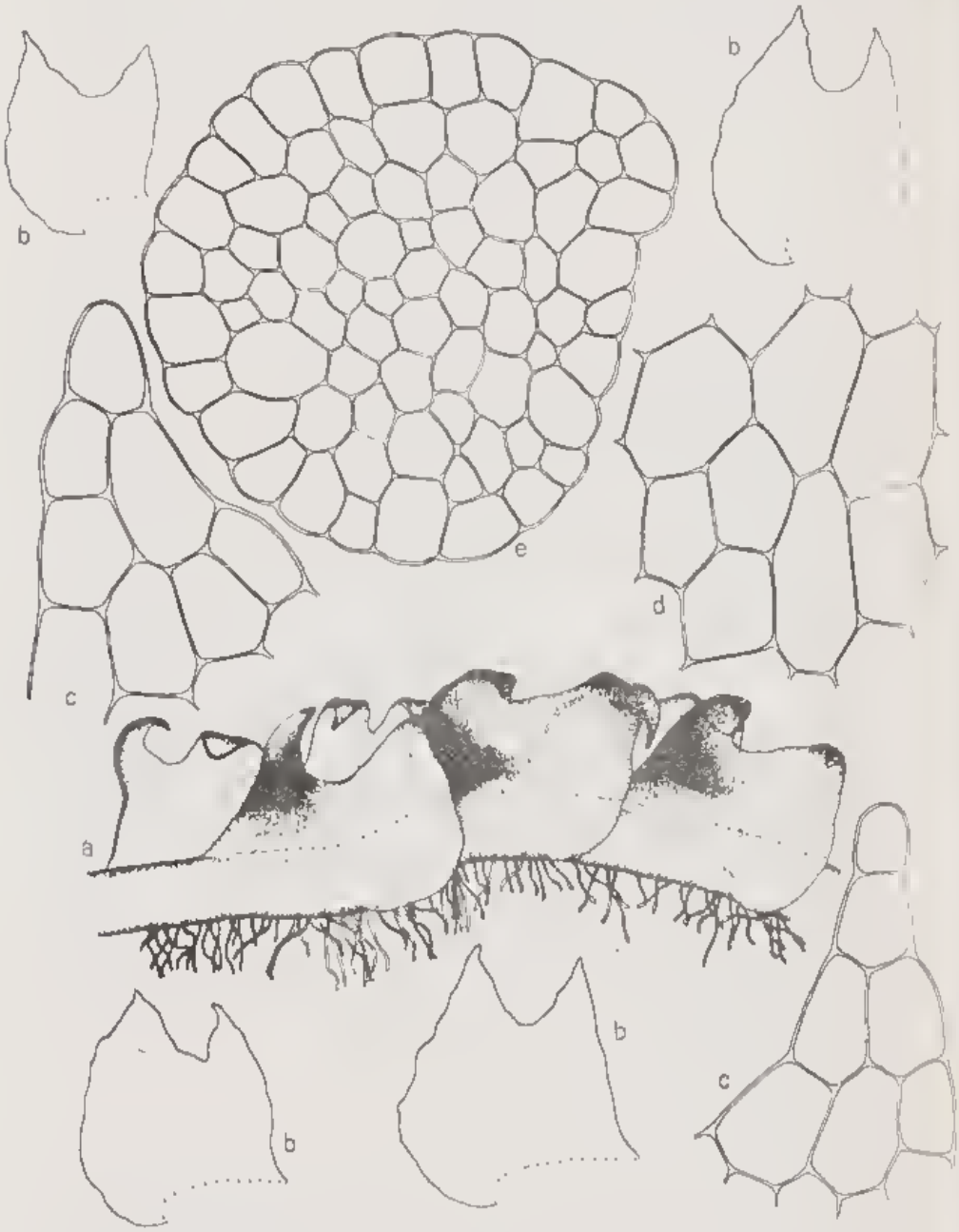
Das *Lophozia patagonica* tragende *Sphagnum* ist nach der dankenswerten Bestimmung durch Herrn Dr. H. Persson (Stockholm) *Sph. magellanicum*.

Herr Prof. E. Oberdorfer teilte mir von der Bestandsaufnahme, aus der der vorliegende *Sphagnum*-Rasen mit *Lophozia patagonica* (und *Cephaloziella* spec.) stammt, folgende Liste der Phanerogamen-Begleitpflanzen mit (Aufnahmefläche ca. 1 qm): *Gaultheria antarctica, Juncus cyperoides, Myrteola dameonrhii, Pernettya poeppigii* var. *nana, Drosera uniflora, Chusquea* spec.

Durch die verhältnismässig rasch nach dem Sammeln durchgeführte Untersuchung dieser Pflanzen war es glücklicherweise möglich, auch die Ölkörper noch zu beobachten. Dadurch konnte die Richtigkeit der Vermutung, die schon das sehr weite Zellnetz und der Stengelquerschnitt

Source MNHN, Paris

nahelegten, nämlich dass die Pflanzen zum Subgenus *Massula* geho[illegible] sichergestellt werden. Das bedeutet aber, dass damit das Subgen[illegible] *Massula* zum erstenmal für die südliche Hemisphäre nachgewiesen w[illegible]




*Lophozia patagonica* Herzog & Grolle : *a*, Stengelstück von lateral 18 × ; *b*, Blätter, ausgebreitet 18 × ; *c*, Blattspitzen 200 × ; *d*, Zellnetz der Blattmitte 200 × ; *e*, Stengelquerschnitt 166 ×. Alles nach Typuspflanzen gezeichnet.

Von allen bisher beschriebenen patagonischen Lophozien ist *L. patagonica* durch die Zellgrösse weit verschieden, von den einzelnen Arten jeweils auch noch durch mehrere andere Merkmale, so dass unter ihnen keine nähere Verwandte angegeben werden kann. Zu den nordhemisphä-

Source MNHN, Paris

tischen *Massula*-Arten weist *L. patagonica* hingegen deutlich engere verwandtschaftliche Beziehungen auf, vor allem zu *Lophozia capitata*, *L. marchica* und *L. grandiretis*. Von all diesen unterscheidet sich *Lophozia patagonica* sehr leicht durch die ganz überwiegend ausgesprochen spitzen Blattlappen, durch die konstante Zweilappigkeit der Blatter und die längliche Blattform (bei den genannten drei holarktischen Arten sind die Blattlappen stumpf, ihre Zahl 2-3 pro Blatt und die Blattform breiter). Die Zellgrosse der *L. patagonica* ist selbst für das Subgenus *Massula* ungewohnlich und wird wohl nur von *L. grandiretis*-Formen erreicht. Schliesslich sind nach K. MÜLLER bei den europäischen *Massula*-Arten die Rindenzellen nur gleichgross wie die Markzellen, aber nicht grösser als die Markzellen wie bei *L. patagonica*. Dennoch dürfte eine nahere Verwandtschaft von *L. patagonica* zu den drei genannten Lophozien vorliegen, was die Übereinstimmung im Typ des Zellnetzes, der Ölkörper, des Stengelquerschnittes, sowie in der rotvioletten Farbe der Rhizoiden und der Stengelventralseite und in den eingebogenen Blattspitzen beweist. Auch der Biotop von *L. patagonica* ist dem der drei genannten *Massula*-Arten ähnlich, nämlich Moore.

Es scheint mir gerade auch im Hinblick auf diese Standortsansprüche denkbar, dass das Auftreten eines Vertreters des Subgenus *Massula* in Patagonien pflanzengeographisch in gleicher Weise zu erklären ist wie das Vorkommen nahverwandter Sippen von *Empetrum nigrum* und *Primula farinosa* in Patagonien.

Herr Professor Th. HERZOG hatte die Freundlichkeit, mir zu bestätigen, dass die hier als *Lophozia patagonica* beschriebenen Pflanzen bei keiner der bisher bekannten *Lophozia*-Arten untergebracht werden konnen.

Source MNHN, Paris

# Über *Herpocladium fissum* Mitt. Ein Nachtrag zu "Was ist Pachyglossa"

von Riclef Grolle

---

**Fissae** Herzog & Grolle *sertio nova* **Pachyglossae.**

*Differt a Tenacifoliis et Spegazziuianis foliis apice fissis et perianthii ore constricto, arcte plicato, dentato-crenulato, a Truncifoliis antheridiorum pedicellis uniseriatis, a Spegazziuianis foliis 2-pluristratis.*

**Pachyglossa fissa** (Mitt.) Herzog & Grolle, *comb. nov.*

Basionym: *Herpocladium fissum* Mitt. (*Journ. Proc. Linn. Soc., Bot.*, London, **13**, 69 (1877).

*Planta dioica, mediocris, rufescens, inter alias hepaticas terricola.*

*Caulis ad 2 cm. longus, rigidus, crassus, carnosus, parum ramosus, cellulis corticalibus* 15-20 × 15-35 µ *mel., quadraticis breviter rectangulatis, rufescentibus, parietibus paulum incrassatis, interdum cuticula striata, sectione transversali cellulis corticalibus* 1-2 *stratis, rufescentibus, parum incrassatis. Rami intercalares ventrales (ex angulo amphigastriorum) et intercalares laterales (ex angulo foliorum) orientes. Rhizoides in caulibus normaliter foliatis sparsim e cortice basali amphigastriorum orientes. Non raro rami stolonacei aphylli rhizoidibus circumcirca orientibus exstructi.*

*Folia caulina* 400-500 µ *longa, crassa (basi pluristrata, apice et marginibus vulgo bistrata), lamina basali dorsali interdum capillis numerosis uni-quadricellulatis papillas mucosas proferentibus absita, ± squarrose patula, subtransverse inserta, in toto decurrentia, e basi angustata late ovata, ecostulata, asymmetrica margine dorsali magis arcuato et non raro grosse unidentato, apice ad 1/4 inciso biloba, in sinu rima angusta angustissima, in plano sinu acuto triangulato, lobis porrectis + acutis lobo ventrali vulgo latiore.*

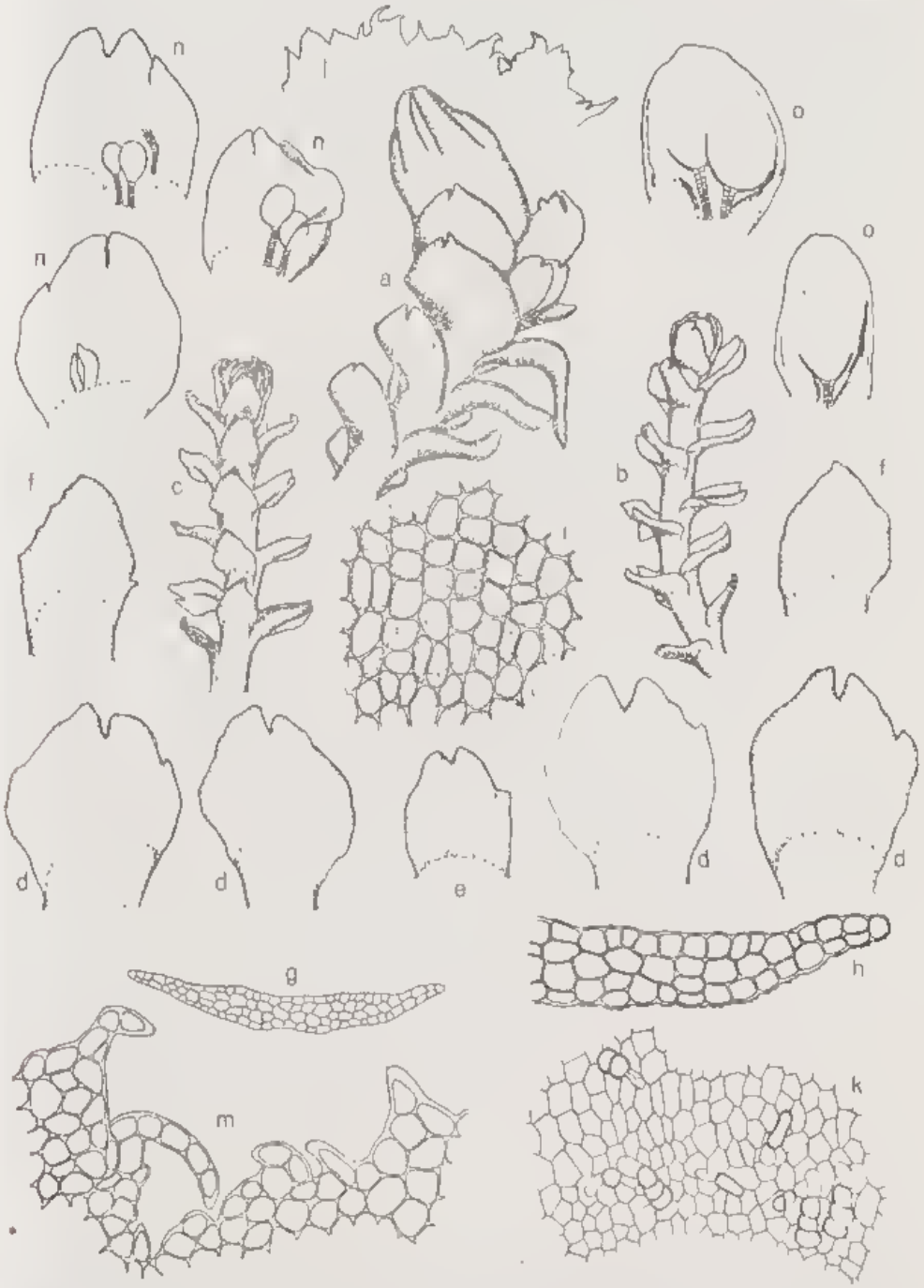
*Amphigastria caulina remota, transverse inserta, oblique vel squarrose patula, in toto decurrentia, subplana, ovato-oblonga, aequilonga duplo longiora quam lata, marginibus subintegris vel uno latere obtuse undentatis, apice paulatim triangulatim acuminatis, paulum obtusato, integra.*

*Cellulae ubique fere aequales,* 15-20 × 15-25 µ *mel., basales vix longiores, dorsales et ventrales minores quam interiores, parietibus crassis, trigonis nullis, cuticula basi ventrali interdum tenuiter et diruse striata.*

*Androecia terminalia vel intercalaria, interdum repetita, valde paucijuga. Bracteae foliis caulinis similes, sed parum saepius, dente dorsali lecto majore quam eo foliorum caulinorum. Antheridia bina pedicello uniseriato. In foliis proximis androeciis antheridia squamulis paraphyllaeris supplela.*

Source MNHN, Paris

*Involucra terminalia, semper innovata. Folia involucralia libera, caulinis similia, sed majora. Amphigastrium involucrale foliis involucralibus simile et etiam apice breviter fissum, sed symmetricum. Perianthia longe exserta,*




*Pachyglossa fissa* (Milt.) Herzog & Grolle : *a*, Stengel mit Perianth von lateral 18 × ; *b*, Stengelstück von lateral 18 × ; *c*, *Stengelstück* von ventral 18 × ; *d*, Blätter 36 × ; *e*, Blatt (nach einer Typuspflanze) 36 × ; *f*, Amphigastrien 36 × ; *g*, Blattquerschnitt 83 × ; *h*, Ausschnitt aus einem Blattquerschnitt 200 × ; *i*, Zellnetz der oberen Blattmitte 200 × ; *k*, Blattbasis mit Papillen 166 × ; *l*, Perianthmündung 36 × ; *m*, Perianthmündungsausschnitt 166 × ; *n*, ♂ Brakteen 36 × ; *o*, ♂ Brakteen von *Pach. dissitifolia* 36 × ; *a*, *l-n*, nach Kerguelen-Pflanzen (no. 2 des untersuchten Materials), *b-d*, *f-k*, nach Pflanzen von der 1. Desolacion.

Source MNHN, Paris

*oblongo ellipsoidea, carinula, ore + constricto, arce 4-5 plicato, irregulariter et breviter denticulato-crenulato, cellulis apicalibus parietibus saepe valde incrassatis.*

Untersuchtes Material: 1. Kerguelen-I., leg. Moselly, Challenger Expl.; Hb. NY. Typus von *Herpocladium fissum* Mitt. 2. Kerguelen-I., leg. Moseley 1874, cum perianthiis maturis, dem Holotypus von *Leiocyphus pallens* Mitt. beigemischt; Hb. NY. 3. S-Patagonien: I. Desolacion, 600 m., auf Erde, *Pachyglossa speguzziniana* und *P. dissitifolia* beigemischt; leg. P. Dusen 1896; Hb. Stockh. 4. Andines Patagonien: Cerro Tesnu Massiv, 1.200 m., leg. G. Schwabe no. 38d, 1910; Hb. Herzog, Jena. Anmerkung: Inzwischen fand ich *P. fissa* als Beimischung noch von; 5. Fuegia: R. Azopardo, 700 m. leg. T. Halle & C. Skottsberg, Hb. Stockh. Dieser Fundort ist in der Verbreitungskarte nicht mit eingetragen.

Das Original von *Herpocladium fissum* erwies sich als eine weitere *Pachyglossa*-Art, die mit keiner der von Herzog & Grolle 1958 beschriebenen übereinstimmt. Glücklicherweise entdeckte ich im Originalmaterial von *Leiocyphus pallens* des Hb. New York weiteres Material von *Herpocladium fissum*, und zwar mit Perianthien und Andrözien. An diesem Material konnte erkannt werden, dass *Pachyglossa fissa* eine sehr selbständige Art darstellt und den Rang einer eigenen Sektion verdient.

Das Perianth von *Pachyglossa fissa* ist sogar so weitgehend von dem der übrigen Pachyglossen abweichend, dass man geneigt sein könnte, eine generische Abtrennung des *Herpocladium fissum* von *Pachyglossa* vorzunehmen. Die weitgehende Übereinstimmung im Zellnetz, in Blattinsertion und Blatthau spricht jedoch dagegen. Ausserdem herrscht bei den antarktischen Lophocoleaceae überhaupt eine grosse Vielfalt in Bezug auf das Perianth. Zum Beispiel bestehen zwischen dem Perianth von *Lophocolea rucullistipula* und *Lophocolea humilis* ähnlich grosse Unterschiede wie zwischen *Pachyglossa fissa* und den übrigen Pachyglossen. Eine gattungsmässige Abtrennung der *Lophocolea rucullistipula* von *L. humilis* ist aber nach dem jetzigen Stand der Kenntnis der antarktischen Lophocoleen gewiss nicht vertretbar.

Die von Stephani 1911 angegebenen Fundorte des *Herpocladium fissum* aus Patagonien wurden schon von Herzog & Grolle 1958 als zu *Pachyglossa dissitifolia* gehörig erkannt. Es zeigte sich jedoch, dass zwei dürftige, sterile *Pachyglossa*-Proben aus Patagonien, die von Herzog & Grolle wegen ihrer Spärlichkeit 1958 unerwähnt gelassen wurden, eindeutig zu *Pachyglossa fissa* gehören, so dass sich die Disjunktion Kerguelen Inseln — Patagonien in der Verbreitung von *Pachyglossa fissa* doch bestätigte.

## Kleinere Nachträge

Frau E. A. Hodgson machte mich darauf aufmerksam, dass die Kombination *Mastigobryum tenuifolium*, die Herzog und Grolle 1958 Stephani zugeschrieben haben, schon vorher von J. D. Hooker geschaffen wurde. Das korrekte Zitat lautet:

*Mastigobryum tenuifolium* (H. f. & T.) J. D. Hooker, Handbook of the New Zealand Flora, **2**, 524, London (1867).

Source MNHN, Paris

Hattori und Mizutani (1958) haben den Namen *Pachyglossa tristicha*, der bisher nur als nomen nudum existierte, gültig veröffentlicht. Wegen seiner Identität mit *Jungermannia tenacifolia* H. f. & T. ist dieser Name, *Pachyglossa tristicha* Herzog ex Hattori & Mizutani (*Journ. Jap. Bot.*, 33 (12), 360 (1958), als Synonym zu *Pachyglossa tenacifolia* (H. f. & T.) Herzog & Grolle zu stellen. Hattori und Mizutani kommen in ihrer Arbeit zu einer weitgehend ähnlichen Beurteilung dieser Sippe

Verbreitungskarte (Antarktis) der Gattung *Pachyglossa*.

- - - nördliche Verbreitungsgrenze.
- *P. tenacifolia*.
- *P. dissitifolia*.
- *P. spegazziniana* var. *spegazziniana*.
- *P. spegazziniana* var. *exilis*.
- *P. fossa*.

wie Herzog und Grolle 1958. Nur in einem Punkt muss ich ihnen entgegentreten. *Pachyglossa dissitifolia* Herzog (*Rev. Bryol. Lichen.*, **21**, 259 (1952)) ist nicht gültig veröffentlicht, da nach den Nomenklaturregeln ein Artname nicht vor der Schaffung einer Gattung gültig veröffentlicht werden kann. Loc. cit. wurde aber von Herzog zum Ausdruck gebracht, dass eine zweite Art von einer Gattung beschrieben werden sollte, von der angenommen wurde, dass sie inzwischen publiziert sei, es aber tatsächlich damals nicht war. Dementsprechend ist *Pachyglossa dissitifolia* auch nicht Gattungstypus von *Pachyglossa*, da von Herzog und Grolle bei der gültigen Veröffentlichung der Gattung *Pachyglossa* (*Rev. Bryol.*

Source MNHN, Paris

*Lichen.*, 27, 147-165 (1958)) *Pachyglossa tenacifolia* als Gattungstypus bestimmt wurde.

*Pachyglossa spegazziniana* var. *exilis* fand sich in einem Stengel auch von S-Georgien, leg. Will unter *Lophocolea georgiensis*.

Ich füge eine Verbreitungskarte der Gattung *Pachyglossa* bei, aus der die zirkumsubantarktische Verbreitung dieser Gattung mit dem Schwerpunkt in Patagonien ersichtlich ist.

*Herpocladium antarcticum* stellten Herzog und Grolle 1958 zu *Isotachis*. Nach Fulford und Hatcher 1958 gehört es jedoch zu der 1958 von diesen Autoren von *Isotachis* abgetrennten Gattung *Triandrophyllum* (*T. antarcticum* (St.) Fulford & Hatcher).

## Literaturverzeichnis

Fulford (M.) und Hatcher (R.). — *Triandrophyllum*, a new genus of leafy Hepaticae (*Bryologist*, **61** (4), 276-285, 1958).

Hattori (S.) und Mizutani (M.). — *Pachyglossa tristicha* Herz. and its relationships (*Journ. Jap. Bot.*, **33** (12), 359-363, 1958).

Herzog (Th.) und Grolle (R.). — Was ist *Pachyglossa* ? (*Rev. Bryol. Lichén.*, **27** (3-4), 147-165, 1958).

Source MNHN, Paris

# Quelques autres Bryophytes nouveaux pour la Yougoslavie et la Slovénie

par Sr. Gnom (1)

Les Mousses suivantes furent récoltées dans les années passées et ces temps derniers sur un territoire qui s'étend depuis les rivages de la mer Adriatique, traversant le Karst, jusqu'aux Alpes Juliennes, donc sur diverses substrats avec grandes différences de température et des altitudes.

On peut diviser ce territoire en quatre domaines, c'est-à-dire le domaine karstique, le littoral de la mer Adriatique jusqu'à Postojna, réputé par sa grotte magnifique, le domaine forestier aux environs de Postojna, la forêt de Trnovo, qui forme l'étage montagnard moyen, auquel suit le domaine des hautes montagnes avec le Triglav (2.863 m).

Dans le domaine karstique prédominent les Mousses xérophiles avec un assez grand nombre d'espèces méditerranéennes, tandis que dans les dolines et dans les grottes se trouvent aussi des Bryophytes boréales et arctiques comme des reliques glaciaires. Sous ce rapport on doit signaler les grottes de Škocjan, dans lesquelles j'ai récolté durant mes explorations pendant plusieurs années, plus de cent espèces des divers éléments géographiques.

Le second domaine possède surtout des Mousses forestieres ; le troisième, avec plusieurs glaciaires, des Mousses forestières, des marais et alpines. Dans le quatrième on trouve, en dehors de divers éléments, principalement des Mousses alpines.

Les nouvelles espèces et variétés sont les suivantes :

A) Hépatique, nouvelle pour la Slovénie :

*Madotheca platyphylloidea* (Schweinitz) Dum., récolté sur un tronc d'arbre au bord de la rivière Reka près Škocjan.

B) Mousses :

*a*) Espèces nouvelles pour la Slovénie.

*Tortella flavovirens* (Bruch.) Broth. à Portorož sur le sol au bord de la mer.

*Mnium spinulosum* Br. eur. — Sur le sol, berges de la source du torrent Tolminka près de Tolmin (500 m) et sur le mont Nanos (1.100 m).

(1) Sr. Gnom. — C/O « Intertrans », Sezana-Slovénie, Yougoslavie.



Source MNHN, Paris

*Antitrichia pristoides* Glow. Sur le mont Snežnik (900 m), sur le tronc d'un Hêtre.

*Plasteurhynchium duvinaeanum* (Montagne) Allorge. — Sur le sol dans une doline profonde de 110 m, à proximite de Postojna.

*b*) Variétes nouvelles pour la Yougoslavie.

*Leucodon sciuroides* var. *minor* Kindlig. Sur le trunc d'un Hêtre à Breginj (557 m) dans la vallée de la rivière Soča (Soška dolina) et dans la vallée de Trenta (1.200 m).

*Fontinalis antipyretica* var. *tenuis* Carlut. — Dans un ruisseau près du village Batuje dans la vallée de la rivière Vipava (Vipavska dolina).

*Cratoneuron filicinum* var. *crassinervium* Podp. Sur terre marécageuse, mont Mangart (2.100 m).

*Eurhynchium circinatum* var. *leskeoides* (Suze) Moenk. — Sur terre humide le long de la riviere Reka près de Škocjan et dans un petit etang, pres de Sežana au Karst triestain.

*Orthothecium intricatum* var. *cavernarum* Brizi. Dans les grottes de Škocjan.

*Cienidium molluscum* var. *gracile* Loesk., dans la Grande Glacière en Forêt de Trnovo.

*c*) Variétés nouvelles pour la Slovénie.

*Plagiopus oederi* var. *alpinus* (Schwagr.) Moller. — Sur rochers calcaires dans la vallée de Trenta (900 m) et dans le massif de Triglav (1.700 m).

*Hypnum chrysophyllum* var. *tenellum* Schpr. — Sur sol humide, mont dit Krn (2.100 m).

J'ai le plaisir de pouvoir remercier ici les bryologues MM. Dr Zl. Pavletić de Zagreb (Yougoslavie) et Zd. Pilous de Hostinné (Tchécoslovaquie) pour quelques determinations et revisions.

Source MNHN, Paris

# *Lophozia Perssonii* Buch and S. Arnell in the Jura

by Eustace W. Jones (1)

In April 1951 near Arbois (Jura), France, I collected a small amount of a hepatic with abundant red-brown gemmae which in the field resembled *Lophozia bicrenata* (Schmid.) Dum., but which was growing on limestone. Microscopic examination showed that it was dioicous and that some three-lobed leaves were mixed with the two-lobed leaves, and indeed preponderated on some stems, suggesting that it might be an abnormal form of some calcicole species with normally three-lobed leaves such as *Tritomaria scitula* (Tayl.) Jorg. — perhaps the inadequately described var. *savoica* K. Müller. Satisfactory identification proved impossible at the time, but in April 1959 I was able to gather the plant once again in the same site, and convince myself that it was a well-developed plant in which the bilobed leaves were normal.

Dr. S. Arnell kindly examined the plant and recognised it as *Lophozia perssonii* Buch & S. Arnell. He also sent me a portion of the type specimen of this species, and after comparing it with the Arbois plant I am satisfied that Dr. Arnell's determination is correct. The Arbois plant is rather more compact in habit, with the leaves more crowded, and its gemmae are more strongly angled than those of the type, but there are no differences of importance. The illustrations and description given by Müller (1951, p. 660) are accurate, and there should be no difficulty in recognising the species if attention is paid to the calcareous habitat and to the very characteristic gemmae, which have a single large globular highly refractive oil-body in each cell. These oil bodies have persisted for five years in my herbarium, but have disappeared in Swedish gatherings made some ten years earlier.

Another distinctive feature of the gemmae is that the two component cells are of very unequal size, the transverse septum being much nearer to the pointed end of the gemma than to the truncate end. In the somewhat similar gemmae of *Tritomaria* spp. and of *Lophozia bicrenata* the septum is much nearer the middle of the gemma. In three-lobed leaves (which have not been noted previously) the antical lobe is small, and is frequently little more than a tooth.

At Arbois I have seen the plant only on a single outcrop of moist calcareous tufa less than a square metre in area, in a steep grassy bank with a northern aspect at about 300 metres altitude. The outcrop is

(1) Imperial Forestry Institut, Oxford, England.

Source MNHN, Paris

evidently kept just moist by water seeping to the surface, but is probably never very wet ; in summer it is likely to be shaded by tall vegetation. The *Lophozia* occurs either in small pure patches or mixed with *Leiocolea badensis* (Gottsche) Jorg., *Barbula tophacea* (Brid.) Mitt. or *Mnium stellare* Hedw. It is a pale or glaucous green, and the dark red-brown gemmae are conspicuous. Arnell (1956) records it only from a few localities in the districts of Dalarne and Torne Lappmark in central and northern Sweden respectively, and from Kuusamo in Central Finland. It should evidently be looked for on limestone in other parts of Europe.

I wish to thank Dr. S. Arnell and Dr. S. Jovet-Ast for their help in examining this plant.

## References

Arnell (S.), 1956. — Illustrated Moss Flora of Fennoscandia. I. Hepaticae. Lund.

Müller (K.), 1954. — Die Lebermoose Europas, 3rd edition. Vol. 6, part 7 in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz.

Source MNHN, Paris

# L'aire géographique de *Cladonia mediterranea* Duv. et des Abb. (Lichens) et son écologie d'après de nouvelles observations

par H. des Abbayes

Depuis le travail que nous avons consacré à cette espèce en collaboration avec P. Duvigneaud et C. N. Tavares (1947), des localités nouvelles sont venues s'ajouter à celles que nous avions signalées. Certaines ont déjà été publiées, mais la plupart sont encore inédites. Il y a donc lieu de préciser maintenant la distribution de cette espèce d'après ces nouveaux documents et d'en donner la carte.

La liste qui suit comprend : 1° les localités inédites avec le nom du collecteur et la date de la récolte, 2° les localités citées dans des travaux postérieurs à notre étude de 1947, avec le nom du collecteur et la référence bibliographique de la publication, 3° placé entre crochets, le rappel sommaire des localités déjà citées par nous en 1947. Les localités sont énumérées en suivant les côtes de l'Europe du N au S et de l'W à l'E et ensuite les côtes de l'Afrique du N de l'E vers l'W.

Nous remercions bien vivement nos amis MM. Rallet, Clauzade et Frey de nous avoir communiqué leurs récoltes.

**France atlantique :**

Morbihan : Belle-Ile-en-Mer, falaises maritimes schisteuses à Port-Andro et à Port-Maria (leg. des Abb. 5-1959). — [*Loire-Atlantique*, 1947]. — Vendée : Ile de Noirmoutier [au bois de la Chaize, 1947] et clairières sur sable dunaire dans le bois de *Quercus Ilex* de La Blanche (leg. des Abb. 5-1957) ; forêt d'Olonne, dunes dans la forêt de *Pinus maritima* et *Quercus Ilex* (leg. des Abb. 5-1952 *apud* des Abb. 1954) ; bois du Veillon près de Talmont, clairières sur sable dunaire parmi les *Quercus Ilex* (leg. des Abb. 5-1951 *apud* des Abb. 1954). — Charente-Maritime : Ile de Ré, à la pointe du Fiers d'Ars, dunes dans la forêt de *Pinus maritima* et *Quercus Ilex* (leg. L. Rallet 6-1955) ; Ile d'Oléron, forêt des Saumonards, sur sable dunaire parmi les *Pinus maritima* et les *Quercus Ilex* (leg. L. Rallet 6-1956, des Abb. 5-1959) et forêt de St-Trojan (leg. L. Rallet 9-1956) ; « Chaumes » de Sèche-Bec près de Bords, friche calcaire (*Xerobrometum*) avec quelques *Quercus Ilex* (leg. L. Rallet 1954, des Abb. 5-1959) ; Ronce-les-Bains, sur sable dunaire dans la forêt de *Pinus maritima* (leg. L. Rallet 10-1954, 8-1956) ; Saint-Palais-sur-Mer, forêt de Palmyre (leg. L. Rallet 10-1958).

Source MNHN, Paris

**Portugal :**

[Provinces de Tras os Montes, Alto Douro, Douro Litoral, Beira Alta, Beira Litoral, Estremadura, Algarve, 1947].

**Espagne méditerranéenne :**

Province de Gerona : Blanes, dunes de sable grossier (leg. Ed. Frey nº 19.204, 4-1950) ; Bosche del Vilar, au N de Blanes, sur sol granitique et sable grossier (*Quercetum Ilicis-suberis*) (leg. Ed. Frey nº 19.202, 4-1950).

**France méditerranéenne :**

Pyrénées-Orientales : Argelès-sur-Mer, en forêt de la Massane, sur rocher, alt. 650 m. (leg. G. Clauzade 3-1958). — [*Hérault* : Montpellier, Lamoure, Roquehaute, Vias, Valrose, Montblanc, 1947]. [*Gard* : Bellegarde, 1947]. — Var : [Le Luc, 1947] ; île de Porquerolles, sur sol siliceux parmi les *Quercus Ilex* (leg. G. Clauzade 5-1955) ; Saint-Raphaël (leg. P. Ozenda *apud* L. Faurel, P. Ozenda, G. Schotter, 1951) ; Ste-Brigitte, près de Frejus (leg. P. Ozenda *apud* P. Ozenda, 1950). — Alpes-Maritimes : Esterel, versant N du cap Roux (leg. P. Ozenda *apud* P. Ozenda, 1950). — Corse : Ajaccio (leg. P. Ozenda *apud* L. Faurel, P. Ozenda, G. Schotter, 1951).

**Tunisie :**

[Ile de la Galite, 1947].

**Algérie :**

Constantine : Bord-Ali-Bey, environs de La Calle, sur sable dunaire (leg. L. Faurel *apud* L. Faurel, P. Ozenda, G. Schotter, 1951).

**Maroc atlantique :**

Forêt du Sahel au N de Larache, sur grès argileux, parmi les *Erica umbellata* avec quelques Chênes-Lièges (leg. L. Faurel et G. Schotter 10-1957 *apud* L. Faurel et G. Schotter, 1957).

Les cartes ci-dessous représentent l'aire totale de l'espèce, telle qu'elle est connue actuellement.

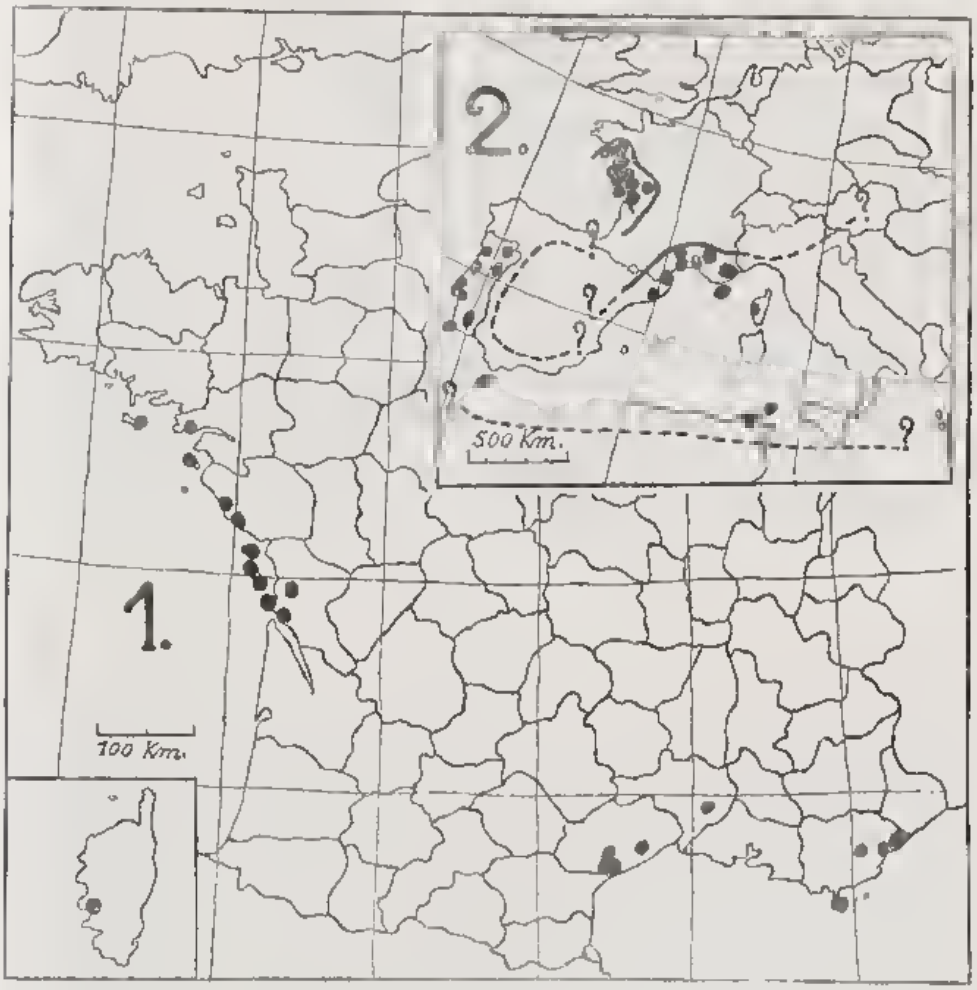
***

Le type de **répartition géographique** de *Cladonia mediterranea* reste toujours conforme à celui que nous avions prévu (1947) : c'est une espèce méditerranéo-atlantique typique. Cependant nous ne savons encore rien sur sa présence possible en Italie et dans les territoires de la Méditerranée orientale. D'autre part il reste, entre les quatre îlots de répartition représentés sur la carte, de grandes lacunes à combler : en Afrique du Nord, en Espagne et en France au S de la Gironde. Par contre les localités de Belle-Ile (Morb.) ont repoussé vers le NW la limite de son aire atlantique qui était, jusqu'en 1947, Le Pouliguen (Loire-Atl.).

Il est à remarquer que, dans l'W de la France, la seule localité qui ne soit pas littorale est Sèche-Bec (Char.-Mar.), située à une trentaine de km

Source MNHN, Paris

de la mer. Toutes les autres sont situées sur la côte. La localité insulaire de Belle-Ile confirme d'autre part la règle de repartition dans l'W des espèces méditerranéo-atlantiques de Phanérogames, qui se confinent de plus en plus sur la côte au fur et à mesure qu'elles s'avancent vers le N et qui terminent leur repartiton dans les îles (DES ABB. 1942).




Cartes de la répartition géographique de *Cladonia mediterranea* Duv. et des Abb. 1 1, France. 2, Aire totale.

La localité de La Massane (Pyr.-Or.) semble être située à l'altitude la plus élevée (650 m.) à laquelle l'espèce ait été récoltée.

Au point de vue **écologique**, l'observation des nouvelles stations montre que l'espèce peut habiter indifféremment les sols calcaires et les sols siliceux, ce dont nous doutions (1947), en ce qui concerne les premiers. En fait elle habite sur pierrailles de calcaire secondaire à Sèche-Bec (Char.-Mar.) et, dans la localité de Port-Andro à Belle-Ile (Morb.), le sol maigre de la falaise, reposant sur des schistes briovériens fortement metamorphisés, montre une nette effervescence avec les acides. Elle s'y trouve du reste en compagnie de *Lecidea decipiens* Ach., *Lecanora crassa*

Source MNHN, Paris

Ach., *Caloplaca fulgens* Körb., Lichens dont l'habitat exclusif sur substratum calcaire est bien connu. D'une manière générale notre *Cladonia* montre une nette préférence pour les sols sablonneux ou gravelreux, qu'ils soient acides ou basiques, d'où son habitat fréquent dans les dunes littorales.

Au point de vue **phytosociologique**, les nouvelles récoltes confirment que c'est une espèce caractéristique de la classe des *Quercetea Ilicis* (DES ABB. 1954) et, à la fois, dans la région méditerranéenne, de la classe des *Cisto-Lavanduletea* (DES ABB., DUVIGNEAUD, 1947) qui ne sont, en somme, que des stades de dégradation des *Quercetea Ilicis* sur sol siliceux. En se trouvant au N de la Loire, l'espèce transgresse toutefois l'aire naturelle, tout au moins actuelle, des bois de *Quercus Ilex*, qui semblent finir à Noirmoutier (Vendée). On doit cependant remarquer, à ce sujet, que sur le littoral de la Loire-Atlantique et du Morbihan, et notamment à Belle-Ile, les Chênes-Verts sont encore nombreux à l'état isolés, qu'ils y réussissent parfaitement lorsqu'on les y introduit et que souvent ils s'y ressèment naturellement. On trouve du reste, dans ces mêmes régions, un nombre encore important d'espèces phanérogames, plus ou moins liées au Chêne-Vert dans son aire méditerranéenne, qui le suivent dans son aire atlantique et qui, comme *Cladonia mediterranea*, le dépassent plus ou moins vers le NW (DES ABB., 1942, 1951).

## BIBLIOGRAPHIE

ABBAYES (H. DES) et DUVIGNEAUD (P.). — Un nouveau Lichen méditerranéo-atlantique : *Cladonia mediterranea* Duvign. et des Abb., suivi de : sa distribution au Portugal par C. N. TAVARES (*Rev. Bryol. et Lichénol.*, **XVI**, fasc. 1-2, p. 95-104, 1 fig., 1947).

ABBAYES (H. DES). — L'élément méditerranéen spontané de la flore armoricaine (*C. R. somm. Séances Soc. Biogéogr.*, 19e année, nº 162-163, p. 41-44, 1942).

— Le Chêne-Vert (*Quercus Ilex* L.) et son cortège floristique méditerranéen sur le littoral du sud-ouest du Massif Armoricain (*Vegetatio*, vol. V-VI, p. 1-5, 1954).

FAUREL (L.), OZENDA (P.), SCHOTTER (G.). — Notes lichénologiques nord africaines I. Trois Lichens rares à aire très disjointe (*Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **42**, p. 113-118, 3 fig., 1 pl., 1951).

FAUREL (L.) et SCHOTTER (G.). — Notes lichénologiques. I. Sur deux Lichens nouveaux pour le Maroc (*Bull. Soc. Sc. nat. et Phys. Maroc*, **37**, p. 225-237, 2 fig., 1 carte, 1957).

OZENDA (P.). — Matériaux pour la flore lichénologique des Alpes-Maritimes (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **97**, 77e session extraordinaire, p. 29-50, 1950).

Source MNHN, Paris

# Quelques nouveaux Lichens

par le Dr Bouly de Lesdain (Lille)

---

**Xanthoria scandinavica** B. de Lesd. nov. sp.

*Thallus* K+ *rubescit sterilis pulchre rubro-aurantiacus fragilis saxo non arcte adhucrescens sat latus ut videtur* 1,5 *cent. latus in meo specimine laciniatus laciniis* 1-1,5 *mm. latis vage intricato-contiguis et ramosis fere usque ad apicem et ibi planis varie que ramosis isidiis minutissimis convexis e thallo amineutibus saepius glomeratis tandem numerosissimis et tunc thallo destructo crustam gracilem granulosam fere continuam efficientibus.*

Norvège : Hjerkil, alt. 1.000 m., sur une roche non calcaire. Legit Patrick Bouly de Lesdain, août 1958.

**Ramalina pulchella** B. de Lesd. nov. sp.

*Thallus K— griseus* 3 *cent. altus fruticulosus isidiis sorediis que destitutus nitidus rigidus sat fragilis densus raro fenestratus e basi plurimv dichotome ramosus praecipue versus apicem. Laciniosus, laciniae multiformes* 2-4 *mm. latae subtus nervosae numerosae sat crassae tortuosae varie curvatae vel recurvatae inflatae planae convexae adeo varias formes ostendunt ut quoque lacinia ab aliis vicinis valde differt. Adsunt quoque numerosa minutissima grana utroque pariete dispersa et eodem laciniolae gracillimae initia et minutissimae rarae que cyphellae et eodem laciniolae gracillimae numerosae e laciniis ortae, initia laciniarum novarum et minutissimae ramulae atbae laciniicolae sub lente vix detectae.*

*Apothecia numerosa supra pedem cylindricum laevigatum sat crassum sita fere semper apicalia nunquam angulata non appendiculata* 3 *mm. lata interdum lobata et tunc usque ad* 4 *mm. lata diuconcava usque ad septemcad lineam rertis tineis disposita supra cristam apicis laciniarum dilatatorum madore visa sunt discus fulvus sicut marginem albosorediosus. Margo sat crassa integra demum valde deminuta discum circumdat. Hymenium circ* 21 *μ altum. Epithecium obscure olivaceo granulosum thecium et hypotheciam hyalina paraphyses graciles parum cohaerentes. Sporae* 8 *nae hyalinae uniseptatae septo non constrictae rectae oblongae utroque apice obtusae* 12 × 5, 10 × 3,5, 6 × 3 *μ.*

Gallia : Insula Corsica. Corticole. Route de Porto à Evisa, alt. 800 m. Leg. H. Duval, 1958.

Source MNHN, Paris

*Ramalina farinacea* var. *gracilenta* Ach. L. U., p. 607 *nov. forma colorata* B. de Lesd.

Thalle K+ jaune sorédies très petites K+ rouge sanguin de suite. Long de 7 cent. pendant, très dense à rameaux larges de 0,5 mm. très finement et abondamment ramifié, fertile ; 3 apothécies sur un rameau.

Gallia. — Département du Gard : col de Faubel, 1.225 m. Legit Jacques Bouly de Lesdain, 1959. Corticole.

*Cetraria aculeata* nov. f. *dendroidea* B. de Lesd.

Ce Lichen diffère principalement de la var. *campestris* Schaer considérée comme le type par Harmand (Lich. de France, p. 423), par des cyphelles rondes ou ohlongues relativement assez profondes, non sorédiées et surtout, par des cils non spinuleux d'environ 1 mm. de haut, dressés, à tronc droit, lisse, terminé au sommet par de petites ramifications simples ou ornées de 1 à 2 minuscules spinules penchées plus ou moins en forme de couronne autour du tronc représentant parfaitement un petit arbre.

Ce Lichen se rapproche beaucoup du *Cetraria aculeata f. cyphellata* décrit dans le n° XL de mes *Notes lichénologiques*.

Gallia. — Département du Var : Le Plan d'Aups, alt. 700 m., sur humus sous Pin d'Alep. Leg. Rondon, 1955.

*Sticta dichotoma* var. *Humberti* B. de Lesd. Notes Lichénologiques n° XXXII (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 87, p. 138, 1940).

Dans un tirage à part (14 pages) extrait de l'Exploration hydrobiologique du lac Tanganika (1946-1947), M. des Abbayes affirme page 9 que ce Lichen n'est qu'un simple synonyme de l'*Everniopsis trulla* Nyl.

Dans « Remarque » qui suit, il ajoute que cette synonymie « ressort des échantillons authentiques que nous avons vus dans l'herbier du Muséum de Paris ».

De la part d'un lichénologue aussi connu et aussi apprécié, cette affirmation sans aucune preuve à l'appui étonne un peu car ces deux Lichens n'ont rien de commun entre eux. Je suis persuadé que cette erreur involontaire est due à ces « échantillons authentiques ».

Pour en juger, il suffira de se reporter à la description parue dans mes Notes Lichénologiques (*loc. cit.*).

Source MNHN, Paris

# Aperçu sur la végétation alpine dans la région du Lautaret et du Galibier

par G. Clauzade et Y. Rondon (1)

*Travaux de la Station alpine du Lautaret.*

Dans le but d'y étudier les Lichens de la zone alpine, pendant trois étes consécutifs (1955, 1956, 1957), nous avons passé une quinzaine de jours à la station alpine du Lautaret, aimablement invités par Mme L. Köfler et par M. le Professeur P. Ozenda. Nous les prions, ici, d'agréer l'expression de notre bien vive gratitude, ainsi que leur collaborateur M. R. Ruffier-Lanche et tous ceux qui nous ont aidés à l'élaboration de la présente étude : M. le Docteur M. Bouly de Lesdain, M. le Professeur H. des Abbayes, M. Fr. Ducos, M. R. Dughi, M. le Docteur E. Frey, M. Oscar Klement, M. le Professeur R. A. Maas Geesteranus, M. le Docteur A. H. Magnusson, M. le Professeur F. Pellissier, et, tout particulièrement M. le Docteur J. Poelt et M. le Professeur C. N. Tavares qui nous ont accompagnés dans nos herborisations en août 1957 et ont pris une part importante à ce travail.

Pendant ces trois séjours au Lautaret nous avons surtout exploré les environs immédiats de la Station alpine : col du Lautaret, butte cotée 2089 m (« Butte 2089 ») sur les cartes de la région, à l'E de ce col, butte de Serre-Orel, sources et marais de la Guisane, Prés-Brunet, Arête des Clochettes, Rochers du Gros-Ane, Combe de Laurichard, Épaulement central de Combeynot (entre cette Combe et le Gros-Ane), extrémité E et crête de la Montagne de Chaillol, Combe de Rochenoire, ancienne route du Col du Galibier, Petit-Galibier, versant N du Galibier à moins de 1000 m à l'E du col,... Mais, au cours d'excursions, nous avons fait aussi quelques observations dans des domaines plus éloignés : Col des Rochilles, Lacs et haute vallée de la Clarée, Massif du Grand-Galibier, Lac de Combeynot, haute vallée de la Romanche,... Nous avons ainsi rencontré plus de 350 espèces de Lichens et fait une trentaine de relevés.

La région étudiée s'est montrée, en effet, extrêmement riche à cause de la grande variabilité des facteurs écologiques :

1° Facteurs climatiques : ensoleillement, température, humidité, vent, durée de l'enneigement,... en rapport avec le relief, l'exposition et l'altitude (comprise entre 1900 et 2700 m environ).

(1) Laboratoire de Cryptogamie de la Faculté de Médecine et de Pharmacie, Marseille (Bouches-du-Rhône).

Source MNHN, Paris

2° Facteurs substratiques liés à la nature et aux caractères du substrat :

*a*) Rochers : granites, protogine, schistes métamorphiques des Clochettes, du Gros-Ane, de Combeynot et de la Romanche ; quartzites des Rochilles et du Grand-Galibier ; schistes et grès permiens de la haute vallée de la Clarée ; schistes du Flysch, souvent gréseux et légèrement calcaires, de Chaillol et de Rochenoire ; calcaires et schistes calcaires liasiques du Col du Lautaret, de la Butte 2089, de Serre-Orel, de la base de l'Épaulement central de Combeynot, du versant S de Chaillol, du Galibier ; cargneules et gypses triasiques du Petit-Galibier ; tufs calcaires de la Guisane, au NE du Col du Lautaret,...

*b*) Sol ± calcaire, ± acide, tourbeux, ± riche en débris végétaux....

*c*) Mousses, « écorce » des plantes ligneuses, bois ouvragé ou non.

3° Facteurs anthropozoïques : influence de l'Homme et des animaux, tout particulièrement des oiseaux dont les déjections enrichissent considérablement le substrat en nitrates, phosphates,...

En tenant compte de ces différents facteurs nous avons été amenés à répartir les différents types de végétation de la manière suivante :

## 1. Végétation lichénique saxicole.

**A. Végétation lichénique ± calcifuge** (se développant sur les roches dépourvues de carbonate de calcium ou extrêmement pauvres en ce minéral, et ne faisant pas effervescence avec l'acide chlorhydrique du commerce).

1° Sur les têtes de rochers exposées où se posent fréquemment les oiseaux :

a) Le type de végétation le moins évolué (qui s'observe, en particulier au sommet des blocs de faibles ou de moyennes dimensions situés aux alentours des sources de la Guisane), est caractérisé par la présence de Lichens, tous crustacés, parmi lesquels dominent nettement :

1) *Lecanora muralis* presque toujours « hypertrophié » (aréoles irrégulières et gonflées souvent peu adhérentes à la roche), accompagné fréquemment de l'espèce voisine *Lecanora diffracta*.

2) *Rhizocarpon geographicum* (v. *subfuscidum*, *macrosporum* et *viride*).

On y rencontre aussi, mais en très petite quantité, d'autres espèces qu'on retrouve un peu partout sur les substrats rocheux non calcaires, surtout lorsque les apports de nitrates y sont importants :

*Diploschistes scruposus* et *D. actinostomus*, très peu fréquents, surtout le second rencontré une seule fois sur des schistes permiens près de la Station météorologique des Rochilles.

*Lecidea atrobrunnea* et plus rarement *L. aenea*.

*Lecidea lulypiza*.

*Rhizocarpon Montagnei*.

Des *Acarospora*, surtout lorsque la roche contient de très faibles quantités de carbonate de calcium : *A. Normanii*, *A. badiofusca* (?), *A. pelocypha*,...

*Candelariella vitellina*, se développant aussi parfois sur les Mousses et souvent parasité par *Lecidea vitellinaria* ; par contre *Caloplaca congrediens* (Nyl.) A. Z., autre parasite fréquent de ce *Candelariella*, paraît manquer.

*Lecanora rupicola*, à apothécies souvent envahies par *Arthonia varians*.

*Lecanora gangaleoides* et plus rarement *L. atra*.

Source MNHN, Paris

*Lecanora polytropa*, *L. badia*.

*Aspicilia cinerea* (peu fréquent), *A. intermutans* et surtout *A. caesiocinerea*.

D'après sa composition floristique cet ensemble de Lichens, toujours très dense, est à rapprocher de l'**Aspicilietum cinereae** Frey 1923 ; mais il constitue un faciès très spécial de cette association, et le développement considérable de *Lecanora muralis* souligne le caractère ornithocoprophile de ce faciès.

*b*) Le plus souvent, aux Lichens précédents, se mêlent des *Physcia*. Çà et là ces derniers prennent une telle importance que l'aspect et la composition de la végétation s'en trouvent profondément modifiés. Le *Physcia* le plus abondant est *Physcia dubia*, assez souvent fertile. Il s'y ajoute, mais en bien moindre quantité, *Physcia caesia* (parfois muscicole), *P. Vainioi* et, plus rarement, *P. tenella* et *P. teretiuscula*. Parfois enfin, comme c'est le cas aux abords immédiats du Col du Lautaret ou sur certains rochers de la Crête de Chaillol, *Xanthoria candelaria* s'installe dans ce milieu, soit directement sur la roche, soit sur les Mousses. Ainsi l'*Aspicilietum cinereae* se trouve-t-il envahi et même supplanté par le **Physcietum dubiae** Santesson 1939.

*c*) Au sommet des blocs de plus grandes dimensions et sur les surfaces rocheuses étendues en bordure des abrupts, un autre type plus évolué de végétation tend à remplacer l'*Aspicilietum* : le **Ramalinetum strepsilis** Motyka 1925, très ornithocoprophile, très dense et caractérisé surtout par la présence de *Ramalina strepsilis*, *Lecanora frustulosa* (peu fréquent), *L. rubina*, *L. melanophthalma*, *Parmelia infumata*, *Caloplaca epithallina* parasite surtout de *L. rubina* et, encore plus, de *L. melanophthalma*.

Sur les Mousses et sur les Lichens croissent aussi assez souvent *Alectoria prolixa*, *A. chalybaeiformis* et *A. bicolor*.

En bordure des surfaces occupées par cette association, *Umbilicaria corrugata* n'est pas rare ; par contre *U. polyphylla* est exceptionnel comme dans tout le district étudié.

Quant aux espèces crustacées, elles sont assez pauvrement représentées ; néanmoins, outre les *Lecanora* et le *Caloplaca* qui viennent d'être mentionnés, on peut observer beaucoup d'espèces de l'**Aspicilietum cinereae**, mais elles ne sont jamais abondantes.

Enfin et surtout il convient d'insister sur le fait que cette association n'est bien souvent que très incomplète et se réduit alors à un peuplement de Lichens presque uniquement constitué par *Lecanora rubina* et par *L. melanophthalma*, ce dernier en général prédominant.

*d*) Assez fréquemment aussi les sommets rocheux les plus visités par les oiseaux sont recouverts d'une végétation aux teintes vives et de densité très inégale, représentant un **Caloplacetum elegantis** Motyka 1925 extrêmement réduit car constitué à peu près uniquement par *Xanthoria elegans* avec, çà et là, quelques thalles de *Physcia sciastra* et de *Rhizocarpon Montagnei* et quelques apothécies d'un *Caloplaca* que nous avons considéré comme une forme de *C. pyracea*.

*e*) Sur les têtes de rochers très exposées mais moins fréquentées par les oiseaux et à l'abri des poussières (et par suite très rarement au sommet des blocs, sauf de très grandes dimensions), on observe un tout autre type de végétation contrastant par sa couleur sombre avec le *Ramalinetum*

Source MNHN, Paris

et le *Caloplacetum* : l'**Umbilicarietum cylindricae** Frey 1933, de densité ordinairement très grande, et surtout constitué par :

1) Des *Umbilicaria* : *U. cylindrica*, *U. subglabra*, *U. decussata*, *U. corrugata* (très fréquents), *U. polyphylla* (très rare), *U. virginis* (seulement sur les hauts sommets), *U. leiocarpa* (presque exclusivement sur les quartzites), *U. laevis* (très rare), *U. cinerascens* (très rare et douteux).

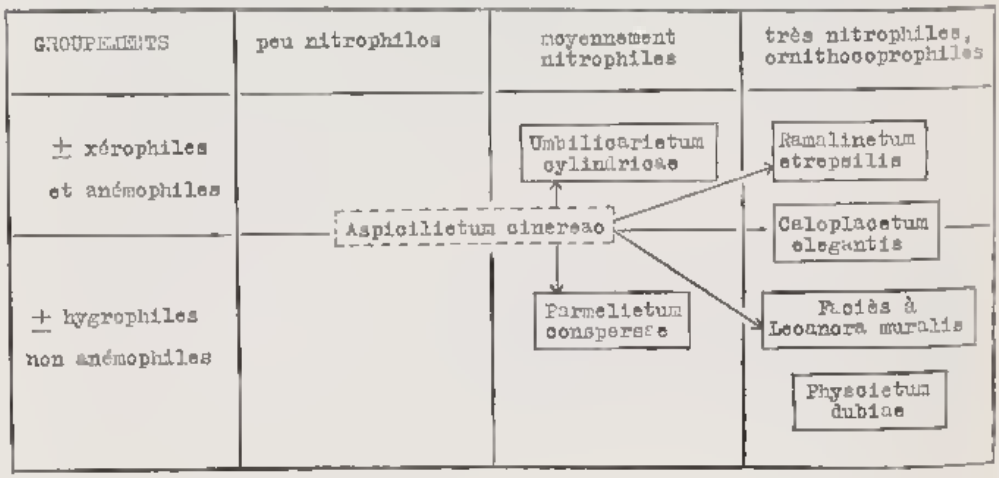
2) Des Parméliacées : *Parmelia encausta*, *P. stygia*, *P. pubescens*, *P. minuscula*, *P. saxatilis*, *P. omphalodes* (à peu près uniquement la f. *caesia*), *Cornicularia normoerica*, *Cetraria hepatizon* (ce dernier peu fréquent).

Les Lichens fruticuleux ne sont guère représentés que par *Sphaerophorus fragilis*, du reste rare et localisé dans les anfractuosités de rochers. Quant aux espèces crustacées, elles ne jouent dans cet ensemble qu'un rôle minime et ce sont en gros celles de l'*Aspicilietum cinereae* auquel l'*Umbilicarietum* a vraisemblablement succédé.

*f*) Plus rarement les crêtes et les sommets rocheux sont occupés par un peuplement de Lichens assez peu nitrophile, comme le précédent, mais plus hygrophile et surtout beaucoup moins résistant au vent : le **Parmelietum conspersae** Klement 1931, bien typique seulement à l'extrémité W de l'Arête des Clochettes, mais dont on retrouve ailleurs, notamment sur le versant S de la Montagne de Chaillol, quelques spécimens ± incomplets.

Cette association, qui succède sans doute aussi à l'*Aspicilietum cinereae*, renferme beaucoup d'espèces crustacées de celui-ci, mais est surtout caractérisée par la présence de *Parmelia* : *P. conspersa* (surtout f. *hypoclysta*), *P. omphalodes* (presque exclusivement la f. *caesia*), *P. saxatilis*, *P. prolixa*, *P. glomellifera*, *P. sorediata* (ce dernier très rare, observé une seule fois sur un gros bloc granitique, près du Pont de Valfourche, dans la haute vallée de la Romanche), accompagnés souvent de *Crocynia neglecta* qui se développe surtout sur les Mousses.

En somme, mis à part le *Caloplacetum elegantis*, tous les groupements de Lichens s'établissant sur ces têtes rocheuses exposées, semblent dériver, dans la région étudiée, d'un *Aspicilietum cinereae* ± typique mais non représenté sur ces substrats ; et on peut essayer de schématiser les relations existant entre ces divers groupements, de la façon suivante :




Source MNHN, Paris

2° Sur les parois rocheuses ± verticales, la végétation lichénique est en général très riche, bien que de densité variable. Nous y avons relevé un très grand nombre d'espèces et retrouvé les associations suivantes :

*a*) Sur les parois peu ou pas ensoleillées :

1) Un **Caenogonio-Racodietum rupestre** Schade 1932, extrêmement réduit, constitué par un peuplement très dense de *Caenogonium nigrum*, découvert, il y a déjà plusieurs années, par Mme Köfler vers la base de l'Épaulement central de Combeynot (2100 m), sur une surface de moins de 0,5 m², à peu près verticale, exposée au N et humide, de schistes métamorphiques, et en bordure duquel nous avons trouvé aussi, mais sur des Mousses, un *Ochrolechia androgyna* mal développé.

2) Trois associations très souvent mélangées, de beaucoup les plus importantes sur ces parois, non seulement par leur richesse en espèces, mais encore par leur vaste répartition dans la région étudiée. Ce sont, par ordre de photophilie décroissante :

*α*) Le **Rhizocarpetum alpicolae** Frey 1923, très répandu sur les surfaces rocheuses fortement inclinées ou verticales exposées N, NW ou W, aussi bien dans les abrupts que sur les blocs. Sa densité est toujours élevée (70-100 %). Outre les espèces caractéristiques de l'association : *Rhizocarpon alpicolum* (du reste pas très fréquent), *Aspicilia alpina* (au contraire très abondant) et les deux espèces très voisines, *Aspicilia cinereorufescens* et *A. sanguinea* (pas très communes et localisées dans les endroits les plus ombragés et les plus humides), nous y avons observé un grand nombre d'autres espèces presque toutes crustacées :

*Lecidea kochiana*, *L. aenea*, *L. tessellata*, *L. lactea*, *L. speirea*, *L. subcongrua* (?), *L. armeniaca*, *L. viridiatra* (ce dernier presque exclusivement sur les quartzites),

*Psora conglomerata* (peu abondant),

*Rhizocarpon effiguratum*, *R. superficiale*, *R. badioatrum* (et, dans les endroits humides, l'espèce voisine *R. polycarpum*), *R. Montagnei*, *R. geographicum* (v. *subluteidum*, *macrosporum*, *linei* et bien plus rarement *lindsayanum* et *levanorinum*),

*Sporastatia cinerea* (peu abondant),

*Pertusaria lactea*,

*Lecanora badia* (le type et, dans les endroits très ombragés, la v. *cinereobadia*), *L. atra* (rare), *L. gangaleoides* (beaucoup plus fréquent), *L. cenisia* (sur les parois verticales ou en surplomb très ombragées), *L. rupicola* (le type et la v. *lecideina*), *L. polytropa*,

*Aspicilia cinerea*, *A. fimbriata* (rares), *A. supertergens* v. *albicans* (dans les endroits ± humides),

*Haematomma ventosum*,

*Caloplaca exsecuta* (observé une seule fois sur un gros bloc granitique près du Pont de Valfourche dans la haute vallée de la Romanche),

*Rinodina milvina*.

Les Lichens foliacés et fruticuleux sont toujours peu abondants et très dispersés. Les plus fréquents d'entre eux sont :

*Umbilicaria cylindrica* et, près du sol, *U. deusta*,

Source MNHN, Paris

*Parmelia encausta, P. stygia, P. saxatilis,*
*Cornicularia normoerica, Cetraria hepatizon.*

Il faut sans doute rattacher au *Rhizocarpetum alpicolae* un peuplement à *Aspicilia* et à *Rhizocarpon* qui s'établit sur les parois rocheuses très légèrement calcaires et très exposées, mais jamais orientées vers le S, et qui est surtout typique sur le versant W des Clochettes, vers 2400 m d'altitude, où il envahit le *Biatorelletum testudineae*. A cet endroit nous avons relevé les espèces suivantes :

*Aspicilia candida, A. verrucutosa, A. perradiata, A. rosulata, A. mastrucata* (ce dernier très rarement fertile),

*Rhizocarpon pusillum* (parasite, surtout d'*Aspicilia mastrucata* et de *Sporastatia testudinea*), *R. effiguratum, R. superficiale, R. atroflavescens,*

*Acarospora hospitans* envahissant surtout les thalles d'*Aspicilia,*

*Caloplaca Paulii,*

et dans les fissures : *Dermatocarpon polyphyllum* et *Psora rubiformis.*

Enfin sur une surface de schistes métamorphiques très durs (peut-être très légèrement calcaires également) inclinée à 80° vers le SW, mais peu ensoleillée car abritée par une masse de rochers située plus au S, nous avons observé, sur le versant W du Gros-Ane, un peuplement assez clairsemé de *Caloplaca cerina, Rinodina milvina* et *Physcia lithotodes,* s'étendant sur 1 m² environ. La présence de *Rhizocarpon geographicum* v. *sublucidum* (d'ailleurs peu développé), de *Lecanora polytropa* et d'*Aspicilia sanguinea* fait penser à un faciès très spécial, ± nitrophile, hygrophile et sciaphile du *Rhizocarpetum alpicolae.*

β) Le **Biatorelletum cinereae** Frey 1923, également très fréquent et très dense (80-100 %) occupant les surfaces rocheuses dures verticales ou fortement inclinées exposées NE, N et NW. Les espèces caractéristiques de l'association, *Sporastatia cinerea* et *Lecidea elata,* sont toujours très abondantes. Sur les roches très légèrement calcaires, la deuxième (surtout sa v. *subfarinacea*) tend à supplanter complètement la première et elle est souvent accompagnée de *Lecidea trisella* v. *caesia,* de *Rhizocarpon atroflavescens* et de *R. geographicum* v. *saanaënse.*

Les autres espèces du *Biatorelletum cinereae* se rencontrent presque toutes dans le *Rhizocarpetum alpicolae.* Ce sont surtout des Lichens crustacés :

*Lecidea kochiana, L. confluens, L. lactea, L. speirea,*
*Psora conglomerata* (peu abondant),
*Rhizocarpon geographicum,*
*Lecanora rupicola, L. cenisia, L. polytropa, L. badia.*

Les Lichens foliacés et fruticuleux y sont exceptionnels, sauf peut-être *Parmelia encausta.*

γ) Le **Pertusarietum corallinae** Frey 1923, ne se développant que très rarement en plein S et tendant alors à se localiser sur les parois en surplomb. De densité comparable à celle des deux associations précédentes, ce groupement ne renferme que des espèces à thalle crustacé :

*Pertusaria corallina, P. lactea, P. isidioides, P. stalactiza* (ces deux derniers très rares), *P. flavicans* (souvent parasité par un *Karschia* et ne se rencontrant que sur les roches très légèrement calcaires),

*Lecidea lactea, L. speirea,*

Source MNHN, Paris

*Rhizocarpon geographicum*, *R. badioatrum* et, dans les endroits humides, *R. polycarpum*,
*Lecanora polytropa*, *L. intricata*, *L. rupicola*, *L. cenisia*, *L. badia*, *Aspicilia alpina*.

3) L'**Acarosporetum chlorophanae** Klement 1955, localisé sur les parois rocheuses verticales ou légèrement en surplomb, les plus exposées au vent et aux précipitations atmosphériques et, par suite, assez rare sur les blocs, bien qu'on puisse l'observer sur quelques-uns de ceux qui sont situés entre le Col du Lautaret et les marais de la Guisane.

La faible densité (10-50 %) et la pauvreté de ce groupement l'opposent aux précédents. *Acarospora oxytona* y est de loin l'espèce dominante et sa couleur jaune vif permet de repérer l'association à plusieurs centaines de mètres de distance. Sur les plus hauts sommets (au-dessus de 2500 m) cet *Acarospora* tend à être remplacé par l'espèce voisine *A. chlorophana*.

Les seuls autres Lichens que nous ayons observés dans cette formation végétale sont *Rhizocarpon geographicum*, *Pertusaria lactea* et *Lecanora rupicola*. Ils y sont du reste, surtout les deux derniers, très peu abondants.

4) Le **Ramalinetum pollinariae** Frey 1952, sur le haut de quelques parois rocheuses peu ou pas calcaires, exposées au N, au voisinage immédiat d'un *Ramalinetum strepsilis* typique, dans la haute vallée de la Romanche, sur de gros blocs, vers 1200 m d'altitude, et sur le versant N de la Crête de Chaillol, entre 2100 et 2600 m. Ce groupement, très nitrophile et extrêmement pauvre, se réduit à quelques thalles stériles ± épars ou rassemblés de *Ramalina pollinaria* accompagnés parfois de *R. polymorpha* également stérile. Contrairement à ce que son auteur écrit à son sujet (Frey, 1952, p. 159) cette association, que nous avons déjà observée, à maintes reprises, en France, ne nous semble pas particulièrement sciaphile. En effet si, en Provence et aux environs du Lautaret elle est localisée sur les rochers exposés au N, en Haute-Loire nous l'avons trouvée surtout sur les parois ensoleillées (Clauzade et Rondon, 1959, p. 30).

*b*) Quels que soient l'exposition et l'ensoleillement :

1) L'**Umbilicarietum microphyllae** Frey 1933, qui se développe à peu près dans les mêmes conditions que l'*Acarosporetum chlorophanae* mais redoute moins le soleil et présente une densité beaucoup plus grande (80-100 %). *Umbilicaria microphylla* y est manifestement le Lichen le plus abondant, accompagné d'*U. cylindrica* (surtout f. *mesenteriformis* et *mirrophylla*) et il est souvent difficile, au premier abord, de distinguer ces deux espèces.

Les autres Lichens sont relativement peu nombreux et assez pauvrement représentés. Ce sont *Lecidea aenea*, *L. grisеoatra*, *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria decussata*, *Lecanora polytropa*, *Haemotomma ventosum*, *Cornicularia normoerica*, *Parmelia encausta*, *P. pubescens* et, plus rarement, *P. minuscula*.

2) Le **Psoretum conglomeratae** Frey 1933 (parfois mélangé au *Rhizocarpetum alpicolae*), sur les surfaces rocheuses fortement inclinées, ver-



Source MNHN, Paris

ticales et même en surplomb (70-110°), à densité très variable, en général faible sur les parois en surplomb. Trois des espèces caractéristiques *Psora conglomerata*, *Umbilicaria dendrissata*, *Lecanora orbicularis* sont fréquentes surtout la première. Elles sont accompagnées le plus souvent par *Lecidea aenea*, *L. kochiana*, *L. obscurissima*, *L. armeniaca*, *L. lactea*, *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria cylindrica*, *Pertusaria lactea*, *Lecanora rupicola*, *L. polytropa*, *L. badia*, *Parmelia encausta*, *P. stygia*, *P. pubescens*, *Cornicularia normoerica*.

Parfois, surtout sur les parois en surplomb et quelle que soit l'exposition, ce groupement s'appauvrit beaucoup et n'est plus guère représenté que par des thalles épars de *Lecanora orbicularis* auquel s'associe dans les parties les plus ensoleillées *Lecanora concolor*. Il peut même arriver que ce dernier persiste à peu près seul, comme sur certaines parois verticales ou légèrement en surplomb, exposées S, SW et W, à l'extrémité NW de l'Arête des Clochettes ou sur quelques blocs situés au pied et à l'W de celle-ci. L'observation minutieuse des différents thalles de *Lecanora orbicularis* et *L. concolor* croissant ensemble dans de telles conditions suggère que ces deux Lichens appartiennent peut-être à la même espèce, *L. orbicularis* correspondant à une forme malade et mal développée de *L. concolor*.

3) Un **Caloplacetum** *elegantis* Motyka 1925, très incomplet. En effet les peuplements très nitrophiles à *Xanthoria elegans* qui se développent sur les sommets rocheux les plus fréquentés par les oiseaux, s'étendent toujours + sur les parois verticales voisines où ils présentent en général une assez grande densité et renferment parfois *Lecanora rupicola* et *Xanthoria semiluta* en plus des quatre espèces mentionnées plus haut (*Xanthoria elegans*, *Physcia sciastra*, *Caloplaca pyracea*, *Rhizocarpon Montagnei*).

De ce *Caloplacetum elegantis* il faut rapprocher un peuplement dense, mais peu étendu, constitué exclusivement par des thalles de *Caloplaca dalmatica* presque tous fructifiés, et situé sur des schistes gréseux très faiblement calcaires, dans un abri sous roche ouvert à l'W, sur le versant S de la Montagne de Chaillol, vers 2300 m d'altitude, au-dessus de la route du Galibier.

r) Sur les parois ± ensoleillées :

1) Le **Biatorelletum testudineae** Frey 1923, de beaucoup le plus fréquent et qui a son optimum de développement sur les parois rocheuses très inclinées ou verticales (70-90°) exposées S et SW, où sa densité est de l'ordre de 100 %.

Parmi les espèces caractéristiques de l'association deux seulement (*Sporastatia testudinea* et *Lecidea grisonitra*) semblent exister dans la région étudiée où elles sont d'ailleurs très abondantes.

Quant aux autres espèces elles sont assez nombreuses et, sauf *Rhizocarpon subfuscum*, rencontré une seule fois sur un énorme bloc de quartzite dans le Massif du Grand-Galibier, toutes sont très répandues. Ce sont surtout des Lichens crustacés :

*Lecidea atrobrunnea*, *L. obscurissima*, *L. aenea*, *L. kochiana*, *L. armeniaca*, *L. lactea*,

Source MNHN Paris

*Psora conglomerata, Rhizocarpon geographicum,*
*Lecanora rupicola, L. polytropa, L. nitens,...*
Mais on y rencontre aussi quelques thalles foliacés et fruticuleux ± épars d'*Umbilicaria cylindrica, Parmelia encausta, P. stygia, P. pubescens, P. saxatilis, Cornicularia normoerica,...*

Sur les parois rocheuses très légèrement calcaires et très exposées, comme sur le versant W de l'Arête des Clochettes, cette association est parfois envahie par un peuplement à *Aspicilia* et à *Rhizocarpon* que nous avons rattaché au *Rhizocarpetum alpicolae*.

2) Le **Rinodinetum oreinae** Frey 1923, sur les parois verticales ou légèrement en surplomb de roches dures exposées SE, S ou SW, à proximité des têtes de rochers où viennent se poser les oiseaux.

De densité variable mais ordinairement élevée, il est constitué presque uniquement par *Rinodina oreina*, parfois parasité par *Caloplaca epithallina* ; toutefois on peut aussi y rencontrer, mais en très faible quantité, quelques espèces des groupements précédents (*Rhizocarpon geographicum, Lecanora polytropa, Parmelia encausta,...*) et, surtout dans les fissures, *Candelariella vitellina*.

Dans les endroits où les apports de nitrates sont plus importants ce peuplement à *Rinodina oreina* est envahi par de grands *Lecanora* : rarement par *L. rubina* qui ne se développe guère que sur les surfaces ± horizontales, quelquefois par *L. melanophthalma* (fréquemment envahi par *Caloplaca epithallina*), plus souvent par *L. pellata*. Parfois même les autres espèces disparaissent et il ne persiste que quelques thalles dispersés de celui-ci.

3) L'**Umbilicarietum ruebellianae** Frey 1927, autre groupement hémi-nitrophile se développant à peu près dans les mêmes conditions que le précédent, mais dans les stations élevées, à l'abri des poussières, et formant un revêtement de 60 à 90 %.

Outre l'espèce caractéristique *Umbilicaria ruebelliana*, on y retrouve fréquemment *Lecanora pellata* et *Rinodina oreina* surtout si le substrat est assez riche en nitrates. Les autres espèces sont pour la plupart assez banales et relativement peu nombreuses :

*Rhizocarpon geographicum, R. Montagnei,*
*Sporastatia testudinea,*
*Umbilicaria cylindrica, U. laevis* (très rare), *U. hirsuta* (surtout dans les anfractuosités), *U. crustulosa* (à peu près uniquement le long des fissures suintantes où il est parfois accompagné, dans les stations abritées et pauvres en nitrates, par *U. vellea*),
*Lecanora rupicola, L. polytropa, Candelariella vitellina,*
*Parmelia encausta, P. pubescens.*

4) L'**Umbilicarietum cinereorufescentis** Frey 1933, s'établissant aussi sur les parois ± verticales ou légèrement en surplomb (80-110°) exposées E, S ou W, à l'abri des poussières, mais ne présentant pas le caractère ± nitrophile de l'association précédente.

Bien que formant un revêtement de 90 à 100 %, cet *Umbilicarietum* se montre assez pauvre en espèce. Outre *Umbilicaria cinereorufescens*, accompagné souvent d'*U. virginis* et d'*U. cylindrica*, on n'y rencontre guère que quelques espèces foliacées et fruticuleuses telles que *Parmelia*

Source MNHN, Paris

*encausta*, *P. stygia*, *P. pubescens*, *P. saxatilis* et *Cornicularia normocrica*. Les espèces crustacées sont peu nombreuses et surtout représentées par *Rhizocarpon geographicum* et *Lecanora polytropa*.

Comme on le voit, les parois rocheuses peu ou pas calcaires, ± verticales sont beaucoup plus riches en espèces et en associations que les têtes rocheuses exposées de même nature pétrographique. Ce sont même les substrats les plus riches de tous ceux que nous avons étudiés.

Les groupements de Lichens, que nous y avons rencontrés et que nous venons de passer en revue, sont très divers. La nature de ces groupements varie, en effet, beaucoup en fonction, notamment de la lumière, de l'humidité (atmosphérique et substratique), du vent, de l'abondance des nitrates et des poussières... En tenant compte seulement des deux facteurs qui ont la plus grande influence sur la végétation lichénique de ces milieux nous avons tenté d'exprimer les relations qui existent entre ces associations, dans le tableau suivant :

Ce tableau met en évidence la possibilité de répartir ces associations en plusieurs groupes :

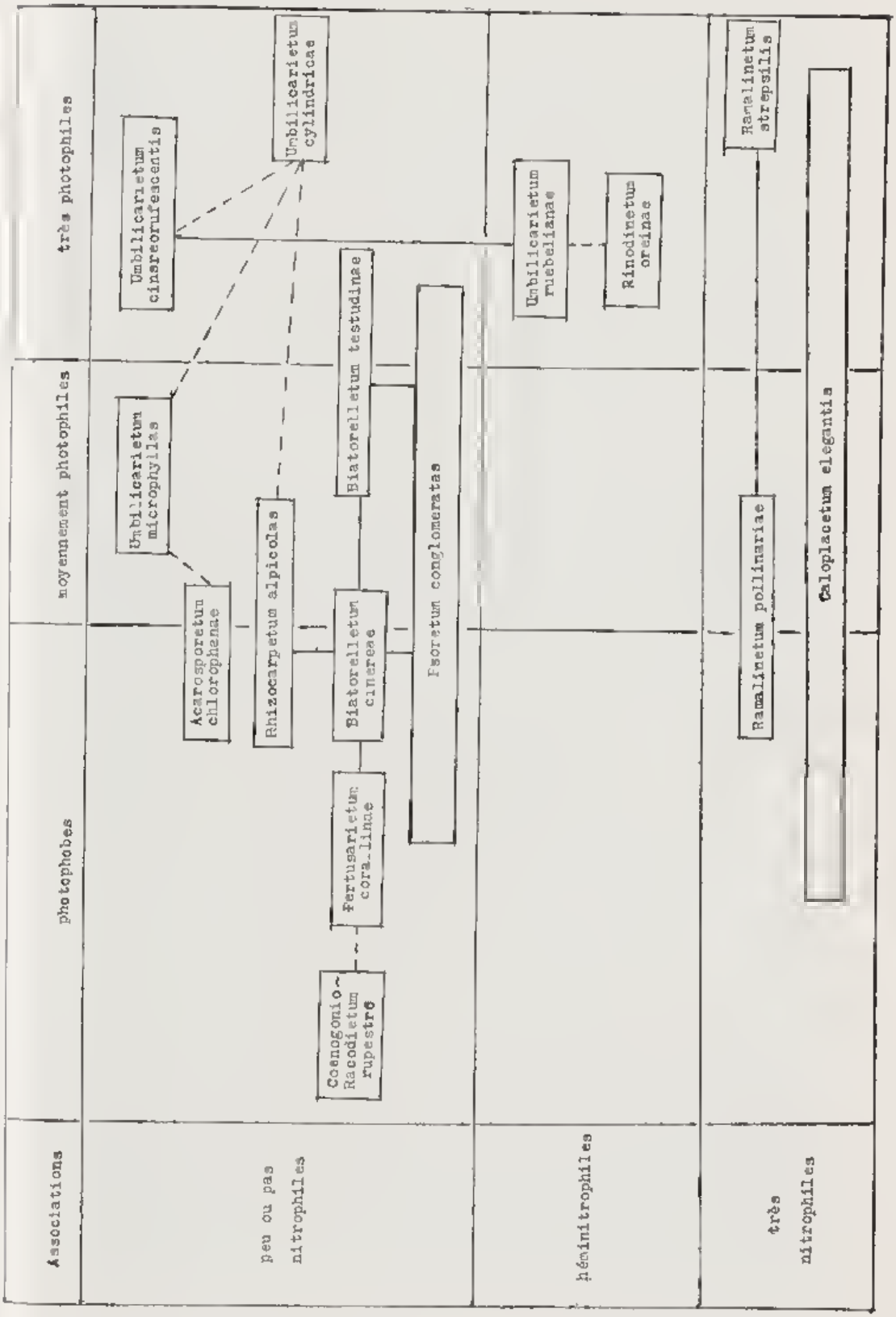
1) Le groupe le plus important est constitué par l'ensemble du *Rhizocarpetum alpicolae*, des deux *Bialorelletum*, du *Psorchum conglomeratae* et du *Pertusarietum corallinae*. Ces cinq associations, surtout les quatre premières, sont étroitement liées et souvent mélangées. Du *Bialorelletum cinereae* qui, typiquement, s'établit sur les parois dures, lisses, non ensoleillées, on passe au *B. testudineae* lorsque ces parois sont ± exposées au soleil. Si la roche est moins lisse, plus poreuse, plus altérable, le *Bialorelletum cinereae* cède normalement sa place au *Rhizocarpetum* ou au *Psoretum* ; mais si, en même temps, le milieu est moins éclairé et plus humide c'est le *Pertusarietum* qui s'installe. Dans le premier cas c'est sans doute une différence de porosité ou de composition chimique de la roche (traces ± importantes de carbonate de calcium, par exemple) qui détermine le développement, soit du *Rhizocarpetum*, soit du *Psoretum*. Enfin sur les surfaces non verticales le *Rhizocarpetum alpicolae* a tendance, si les conditions sont favorables, à évoluer vers l'*Umbilicarietum cylindricae* qui s'établit sur les surfaces rocheuses ± inclinées et ± ensoleillées.

2) Un autre groupe correspond à l'*Acarosporetum chlorophanae* et à l'*Umbilicarietum microphyllae*, le premier passant parfois au second lorsque l'influence du soleil et du vent se fait sentir davantage. D'autre part sur les parois non verticales on peut observer des transitions entre l'*Umbilicarietum microphyllae* et l'*U. cylindricae*.

3) Le *Rinodinetum oreinae*, l'*Umbilicarietum ruebelianae* et l'*U. cinereorufescentis* constituent un troisième groupe d'associations, caractéristiques, celles-ci, des parois verticales dures, lisses et ensoleillées. On observe en effet le passage du *Rinodinetum* à l'*Umbilicarietum ruebelianae* lorsque la quantité de poussières atmosphériques diminue, et de celui-ci à l'*U. cinereorufescentis* lorsque le substrat s'appauvrit en nitrates. En outre, sur les surfaces rocheuses non verticales, l'*U. cinereorufescentis* peut, lui aussi, passer à l'*U. cylindricae*.

4) Au *Rinodinetum oreinae* qui ne s'établit jamais sur les têtes de rochers succède souvent sur celles-ci, le *Ramalinetum strepsilis*. Sur le haut des

Source MNHN, Paris




Source MNHN, Paris

parois exposées au N, ce dernier peut être à son tour remplacé par l *Ramalinetum pollinariae* qui forme un quatrième groupe.

5) Dans des conditions assez difficiles à préciser (degré d'humidité moins élevé ? plus grande abondance de carbonate de calcium, de nitrates, de phosphates,... ?) au *Ramalinetum strepsilis* se substitue, comme on l'a vu, le *Caloplacetum elegantis* qui s'étend presque toujours à la surface des parois verticales sur une ± grande profondeur. Il constitue à lui seul un cinquième groupe.

6) Enfin un dernier groupe est constitué par le *Coenogonio-Racodietum* qui semble être le plus sciaphile et le plus hygrophile de tous les peuplements que nous avons observés sur ces parois verticales, et bien que cette association ne soit peut-être pas sans rapport avec le *Pertusarietum corallinae*, nous n'avons rencontré aucun terme de passage entre ces deux groupements.

3° Sur les surfaces rocheuses ± inclinées (10-70°) les espèces sont également nombreuses et le revêtement de Lichens est ordinairement dense. Parfois cependant la roche est à peu près complètement dépourvue de végétation sur des étendues assez importantes et ne montre guère que quelques apothecies dispersées de *Lecidea vorticosa* ainsi que quelques individus très disséminés, souvent mal développés mais fertiles, de *Rhizocarpon geographicum*, *Acanospora veronensis* et *Candelariella vitellina*.

De toutes façons malgre sa grande variété, la flore de ces surfaces rocheuses est, dans l'ensemble, moins riche que celle des parois. De plus, les diverses associations — frequemment incomplètes — y sont encore plus souvent et plus intimement mélangées, et, par suite leur mise en évidence y est beaucoup plus difficile. Néanmoins nous avons pu retrouver :

*a*) Dans les endroits ± abrités du soleil :

1) Quelques espèces du **Lecideetum crustulatae** (Duvigneaud 1939) Klement 1955, et du **Lecideetum sorediza**e Klement 1946, le plus souvent dispersées sur des surfaces rocheuses situées au voisinage du sol (petits rochers et dalles peu saillants au-dessus de celui-ci, pierres) :

*Lecidea lithophila*, *L. enteromorpha*, *L. coarctata*, *L. contigua*, *Rhizocarpon badioatrum*, *R. polycarpum*.

Font aussi, très certainement, partie de ces associations des Lichens qui accompagnent fréquemment les précédents ou qui, en tout cas, s'établissent sur les mêmes supports :

*Lecidea superba*, *L. albocoerulescens*,

*Rhizocarpon excentricum*, *R. lavatum*, ce dernier se rencontrant souvent sur les pierres du *Vaccinietum*, associé à *Lecidea contigua*.

Dans des conditions analogues, mais sans doute sur des substrats plus riches en nitrates, nous avons pu observer des peuplements peu denses de *Caloplaca*, en général accompagnés d'aucun autre Lichen : *Caloplaca chlorina* et beaucoup plus rarement *Caloplaca atroflava*.

Par contre nous n'avons jamais rencontré *Lecidea crustulata* (Ach.) Spreng., ni *L. sorediza* Nyl.

2) Des espèces du **Pertusarietum corallinae**, du **Biatarelletum cinereae** et du **Rhizocarpetum alpicolae** incomplets et toujours très mélangés :

Source MNHN Paris

*Diploschistes scruposus* (rare),

*Lecidea obscurissima, L. atrobrunnea, L. aenea, L. tessellata, L. confluens* et, à peu près exclusivement sur les quartzites, *L. viridiatra*.

*Rhizocarpon geographicum, R. Montagnei, R. badioatrum*, et dans les endroits humides, *R. polycarpum*,

*Sporastatia cinerea*,

*Pertusaria lactea, P. corallina*,

*Lecanora gangaleoides* (et plus rarement *L. atra*), *L. badia, L. polytropa, L. rupicola* parfois parasité par *Arthonia varians*,

*Aspicilia alpina, A. cinereorufescens, A. sanguinea, A. rolleana, Rinodina milvina*.

3) Le **Parmelietum omphalodis** Frey 1937, qui peut succéder aux précédents, mais ne renferme qu'un petit nombre de Lichens crustacés comme *Rhizocarpon geographicum* et *Lecanora polytropa*.

Outre l'espèce caractéristique de ce groupement, *Parmelia omphalodes* (presque toujours la f. *caesia*), on peut y rencontrer :

*Umbilicaria cylindrica*,

*Cornicularia normoerica, Cetraria hepatizon*,

*Parmelia encausta, P. stygia, P. saxatilis* (et exceptionnellement *P. sulcata*), *P. Koflerae*, espèce nouvelle signalée depuis plusieurs années, par Mme Kofler, à l'extrémité W de l'Arête des Clochettes, non localisée d'ailleurs dans cette association, mais tendant à se propager sur les parois verticales exposées au N et dans les parties peu ensoleillées du *Ramalinetum strepsilis* où elle voisine avec *Parmelia infumata* auquel elle ressemble un peu,...

Enfin on doit peut-être considérer comme faisant partie de ce *Parmelietum*, quelques espèces se développant parmi les Lichens précédents et parmi les Mousses, comme :

*Parmelia austerodes, P. physodes, P. vittata* (le premier, de beaucoup le plus commun des trois),

*Alectoria chalybaeiformis, A. prolixa, A. bicolor*,

*Anaptychia stippacea, A. ciliaris*.

*b*) Quelle que soit l'exposition :

1) L'**Aspicilietum cinereae** Frey 1923, bien représenté, en particulier, sur les blocs situés à proximité des sources de la Guisane, avec exclusivement des espèces crustacées :

*Diploschistes scruposus* (rare),

*Lecidea tessellata, L. goniophila*,

*Rhizocarpon badioatrum, R. geographicum* (v. *sublucidum, macrosporum* et *lineï*),

*Acarospora veronensis*,

*Candelariella vitellina* souvent parasité par *Lecidea vitellinaria*,

*Lecanora rupicola* à apothécies fréquemment envahies par *Arthonia varians, L. gangaleoides* (et plus rarement *L. atra*), *L. polytropa, L. muralis, L. badia*,

*Aspicilia cinerea* (rare), *A. caesiocinerea* (très abondant), *A. supertergens* v. *albicans* (dans les endroits ± humides).

Lorsque la richesse du substrat en nitrates augmente, *Lecanora muralis*

Source MNHN, Paris

prend la prédominance et on se trouve alors en présence du faciès à *L. muralis* décrit au début de cet exposé.

Par ailleurs, sur des dalles de schistes fortement inclinées (60° environ) vers le S, à l'extrémité orientale et sur le versant S de la Montagne de Chaillol, croît en assez grande abondance, parmi les espèces de l'*Aspicilietum cinereae*, *Lecanora alphoplaca* accompagné de *Lecidea latypiza* et de quelques espèces du *Physcietam dubiae*. Partout ailleurs ce *Lecanora* est rare. Enfin sur les parties calcaires de ces dalles schisteuses se développent *Staurothele clopima* et *Lecanora subcircinata*. Ce peuplement à *Lecanora alphoplaca* présente donc un caractère nitrophile assez marqué.

2) Un **Buellietum spuriae** T. Müller 1918, ± réduit, ne renfermant également que des espèces à thalle crustacé, d'ailleurs peu nombreuses : *Lecanora dispersa*, *L. polytropa*, *L. muralis*, *Caloplaca lamprocheila*, *Buellia spuria*, *Rinodina milvina*.

En outre il faut sans doute inclure dans cette association deux espèces trouvées avec *Buellia spuria*, par le Dr Poller, sur des dalles gréso-schisteuses à peu près horizontales du versant S de la Montagne de Chaillol, à l'extrémité E de celle-ci : *Lecanora laatokkaensis* et *Caloplaca anchonphoeniceon*, ce dernier envahissant les thalles d'un *Aspicilia* qui est peut-être *Aspicilia permutata*.

3) **L'Umbilicarietum deustae** Frey 1933, toujours à proximité du sol et, par suite, surtout répandu sur les petits blocs et sur les grasses pierres. *Umbilicaria deusta* y est accompagné surtout par *Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora polytropa* et *Candelariella vitellina*.

4) Un **Acarosporetum sinopicae** (Hillitzer 1923) Schade 1932, assez typique bien qu'incomplet, localisé sur les surfaces rocheuses riches en hydroxyde ferrique, telles que celles qu'on rencontre sur l'Épaulement central de Combeynot vers 2300 m d'altitude.

Outre *Acarospora sinopica*, *Lecidea silacea* et *L. Dicksonii*, il renferme quelques espèces moins caractéristiques telles que : *Lecidea atrobrunnea*, *L. nigrogrisea*, *L. tessellata* (ce dernier à thalle parfois partiellement oxydé), *Rhizocarpon geographicum*, *Sporastatia cinerea*, *Lecanora polytropa*...

Sans doute faut-il rattacher à cette association, des peuplements très denses de *Lecidea Dicksonii* se développant sur des surfaces lisses et fortement inclinées, de schistes métamorphiques durs ± ferrugineux, notamment sur le versant N du Gros-Aue.

c) Sur les rochers ± ensoleillés :

1) L'**Umbilicarietum cylindricae** Frey 1933, groupement très évolué et très riche en espèces, caractérisé par l'abondance des thalles foliacés et fruticuleux :

*Umbilicaria cylindrica*, *U. decussata* (et sur les quartzites *U. leiocarpa*), *U. subglabra* (type et v. *pallens*, et peut-être *U. cinerascens*), *U. deusta* (ce dernier toujours au voisinage du sol),

*Parmelia encausta*, *P. stygia*, *P. pubescens*, *P. minusculo*, *P. saxatilis*, *P. omphalodes*,

Source MNHN, Paris

*Cetraria hepalizon, Cornicularia normoerica,*
*Sphaerophorus fragilis* (rare et dans les anfractuosités).

Les Lichens à thalle crustacé, quoique moins apparents, sont encore assez nombreux :
*Lecidea lessellata, L. griseoatra, Lecanora polytropa, L. badia, Haematomma ventosum*...

Un faciès remarquable de cette association est constitué par des peuplements extrêmement denses d'*Umbilicaria subglabra* (type et v. *pallens*) renfermant également quelques individus d'*U. decussata* et d'*U. cylindrica*, peuplements qui se développent sur des dalles assez fortement inclinées vers le S, en particulier sur le versant méridional de la Montagne de Chaillol.

2) Des associations incomplètes et fragmentaires toujours très mélangées et difficiles à caractériser, parmi lesquelles le **Biatorelletum testudineae** avec *Lecidea griseoatra, L. aenea, Sporastatia testudinea, Rhizocarpon geographicum, Lecanora badia, L. polytropa, L. rupicola*, et le **Parmelietum conspersae** avec, en plus des quatre dernières espèces précédentes, *Parmelia conspersa* (rare), *P. prolixa, P. glomellifera, Lecidea lithophila, Crocynia neglecta*...

En résumé sur les surfaces rocheuses peu ou pas calcaires et ± inclinées les associations lichéniques les mieux caractérisées sont : une association assez peu évoluée et indifférente à la lumière : l'*Aspicilietum cinereae*, ainsi que deux groupements très évolués, l'un plutôt photophobe : le *Parmelietum omphalodis*, l'autre nettement photophile : l'*Umbilicarietum cylindricae*.

1° Sur les roches non calcaires constamment ou sporadiquement inondées, comme celles qui se trouvent dans le lit ou sur les bords de la Gunsanc, près de sa source, et que nous avons surtout examinées, nous n'avons noté qu'un nombre d'espèces assez restreint. Il est vrai que nous n'avons étudié ces milieux que d'une façon assez sommaire.

Les roches qui ne sont qu'exceptionnellement exondées, sont colonisées presque exclusivement par des Verrucariacées et des Dermatocarpacées :
*Verrucaria margacea, V. anziana, V. aqualilis* (ce dernier observé en abondance seulement dans le Lac de la Claree),
*Staurothele umbrina, S. fuscocuprea,*
*Dermatocarpon rivulorum, D. aquaticum,*
*Aspicilia lacustris* Th. Fr. semble manquer totalement ; par contre *A. aquatica* et surtout *A. superlergens* (type et v. *albicans*) sont fréquents, mais ne prennent la prédominance que sur les rochers et les pierres ± souvent émergées.

Toutes ces espèces peuvent, à notre avis, être considérées comme constituant un faciès un peu particulier du **Staurotheletum fissae** Klement 1955.

Source MNHN, Paris

**B. Végétation lichénique calcicole** (se développant sur les roches faisant nettement effervescence avec l'acide chlorhydrique du commerce).

1° Sur les têtes de rochers calcaires exposées, visitées par les oiseaux, les Lichens sont beaucoup moins abondants et moins variés que sur les substrats analogues non calcaires.

*a*) Le sommet des gros blocs et les surfaces rocheuses ± horizontales, en bordure des grandes dénivellations, montrent le plus souvent un revêtement de densité variable (50-100 %) de Lichens ornithocoprophiles aux couleurs vives dans lequel domine manifestement *Xanthoria elegans*. D'assez nombreuses espèces peuvent s'observer en même temps que ce dernier, mais en bien moins grande quantité et souvent dispersées sur des rochers différents :

*Verrucaria rupestris* (?), *V. sphaerospora* (rare),

*Staurothele elopima* (au contraire très commun, surtout à la périphérie de ces peuplements),

*Lecanora dispersa* v. *pruinosa* (comme le précédent), *L. muralis* v. *versicolor* (assez fréquent, mais remplacé au-dessus de 2200 m par les espèces voisines *L. albula* et *L. dispersoareolata*),

*Candelariella aurella*,

*Caloplaca dolomiticola*, *C. biatorina*, *C. murorum*,

*Xanthoria sorediata*,

*Physcia dubia*, *P. caesia* et surtout *P. sciastra* (presque toujours présent), *P. tenella* (au contraire peu fréquent).

Ainsi la flore de ces rochers paraît-elle correspondre à un **Caloplacetum elegantis** Motyka 1925, assez typique, renfermant fréquemment aussi quelques espèces du **Caloplacetum murorum** (Du Rietz 1925) Kaiser 1926, et du **Physcietum dubiae** Santesson 1926.

*b*) Les petits blocs de rochers tels que ceux qui se trouvent au bas de l'Épaulement central de Combeynot, ont une végétation lichénique plus pauvre, moins évoluée et en général plus clairsemée (40-70 %) où abondent surtout *Staurothele elopima*, des *Lecidea* du groupe de *L. goniophila* (*L. micacea*, *L. vulgata*, *L. stigmatea*), *Candelariella aurella* et *Caloplaca dolomiticola*. La présence, en compagnie de ces Lichens, d'autres espèces comme *Lecanora albescens*, *L. crenulata*, *L. dispersa* v. *pruinosa*, *L. subincincta* (celui-ci rare et seulement dans les endroits très ensoleillés), *Caloplaca murorum*, *Xanthoria elegans*, *X. sorediata* (ces deux *Xanthoria* mal développés et jamais abondants), *Physcia sciastra*... permet, nous semble-t-il, de considérer cette formation végétale comme un **Caloplacetum murorum** « incomplet.

2° Sur les surfaces rocheuses « inclinées la flore est nettement plus variée :

*a*) Sur les surfaces peu ensoleillées se développent des peuplements, aussi peu fleuris que le précédent, de Lichens crustacés, où abondent des Verrucariacées :

*Verrucaria muralis* (?), *V. griseombens* (?), *V. fuscula* (?), *V. tristis*, *Thetidium pyrenophorum*, *T. papulare*, *T. obscurum*, *T. subtrimulatum* (?), *T. pachysporum* (?),

Source MNHN, Paris

*Polyblastia verrucosa*, *P. cupularis*, *P. fuscoargillacea* (?), *Staurothele clopima*.

Sont également représentés :

1) des Lécidéacées : *Lecidea micacea*, *L. vulgata*, *L. stigmatea*, *L. rhaetica*, *Rhizocarpon calcareum*,

2) des *Sarcogyne* : *S. pruinosa* f. *melaloma* et f. *platycarpoides*, *S. pusilla*, *S. privolota*,

3) des Lécanoracées : *L. dispersa* v. *pruinosa*, *Aspicilia calcarea*, et, sur les parties ± décalcifiées : *A. caesiocalba*, *A. Hoffmanni*, *A. candida*, *Lecanora umbrosa*, ce dernier rencontré seulement sur les calcaires liasiques, décalcifiés en surface, du versant N de la Butte 2089,

4) des Caloplacacées : *Protoblastenia calva*, *Caloplaca variabilis*, *C. ocellulata*, *C. lecideina* (ce dernier de beaucoup le plus fréquent de ces trois *Caloplaca*), *C. lamprocheila* (sur les parties ± décalcifiées), *C. percrocata*, *C. dolomiticola*, *C. australis*, *C. subsoluta* (ce dernier, habituellement calcifuge, sur une dalle de calcaire liasique, au ras du sol, sur le versant N du Galibier, un peu à l'E du col), et des *Caloplaca* du sous-genre *Gyalolechia* qui sont peut-être à rapprocher de *C. Ferrarii*,

5) un *Rinodina* trouvé une seule fois par le Dr Poelt, et sur les schistes calcaires du versant N de Serre-Orel (2100 m) : *Rinodina castaneomela*.

Les seuls Lichens non crustacés se rencontrant parfois sur ces rochers sont encore des *Physcia* nitrophiles : *Physcia dubia* et plus rarement *P. caesia* et *P. tenella*.

Il est très difficile de rapporter un tel ensemble de Lichens à un ou plusieurs groupements déjà bien connus. Sans doute est-il constitué par un mélange d'associations très fragmentairement développées du **Caloplacion pyraceae** Klement 1955 et du **Caloplacion decipientis** Klement 1955 :

**Aspicilietum calcareae** (Du Rietz 1925) Klement 1955,
**Lecideetum juranae** (Kaiser 1926) Klement 1955,
**Caloplacetum variabilis** (Kaiser 1926) Klement 1955,
**Acarosporetum glaucocarpae** Klement 1955.

On peut rapprocher de ce type de végétation la florule d'une surface de béton à peu près horizontale recouvrant l'ancien réservoir d'eau situé immédiatement à l'W du Jardin alpin du Lautaret (altitude : 2100 m environ ; densité de l'ordre de 30 % seulement) : *Verrucaria fuscula* (?), *Staurothele rufa*, *S. clopima*, *Sarcogyne pruinosa*, *Lecanora albescens*, *L. dispersa* (f. *crenulata* et v. *pruinosa*), *Caloplaca lecideina*, *C. dolomiticola*, *C. lactea* (?), *C. Ferrarii* (?).

Enfin c'est sans doute à propos de ces formations végétales qu'il convient de mentionner deux espèces habituellement franchement calcicoles : *Verrucaria tabacina* et *Aspicilia flavida*, observées sur le versant W du Gros-Ane, sur une dalle de schistes métamorphiques (sans doute légèrement calcaires bien que ne faisant pas effervescence avec H Cl), fortement inclinée vers le N et à peu près complètement dépourvue de végétation.

*b)* Sur les rochers humides ces peuplements s'appauvrissent beaucoup, mais, par contre apparaissent des Collémacées parmi lesquelles nous pensons avoir reconnu *Collema undulatum* et *C. auriculatum*, ce dernier croissant toujours ± sur les Mousses.

Source MNHN, Paris

*c*) Sur les rochers ensoleillés comme ceux qui affleurent sur le versant S de Serre-Orel et de la Butte 2089, au N de la table d'orientation du Lautaret,... le revêtement de Lichens est aussi varié et en général plus dense que sur les surfaces calcaires peu exposées au soleil. Nous y avons relevé les espèces suivantes :

*Verrucaria rupestris* (?), *Staurothele clopima*,

*Dermatocarpon insulare* (sur le thalle d'*Aspicilia calcarea*, au col du Lautaret),

*Lecidea micacea*, *L. vulgata*, *L. stigmatea*,

*Acarospora glaucocarpa* (très peu fréquent), *A. cervina* (sur les rochers les plus ensoleillés),

*Sarcogyne pruinosa* (bien plus rare que sur les substrats abrités du soleil), *S. algoviae* (observé uniquement sur un gros bloc près de l'ancienne route du Galibier),

*Lecanora atra* v. *discolor*, *L. dispersa* v. *pruinosa*, *L. crenulata*, *L. muralis* v. *versicolor*, *L. radiosa* et plus rarement *L. subcircinata*,

*Aspicilia calcarea*, *A. candida* et bien moins fréquemment *A. caesioalba*,

*Candelariella aurella*,

*Protoblastenia rupestris*, *P. immersa* (ce dernier ne paraissant pas dépasser l'altitude de 2000 m),

*Caloplaca variabilis*, *C. chalybaea* (le second sur les rochers très exposés au soleil), *C. dolomiticola*, *C. lactea* (ce dernier rare), *C. insularis* (parasite d'*Aspicilia candida*, sur le versant S de la Montagne de Chaillol), *C. percrocata* (surtout à l'extrémité E de cette montagne, sur des schistes calcaires), *C. murorum*, *C. biatorina* (jamais abondants et seulement dans les endroits les plus riches en nitrates),

*Xanthoria elegans*, *X. sorediata* (avec les deux précédents et jamais bien développés),

*Buellia coeruleoalba* (seulement sur le versant S de la Butte 2089), *B. epipolia*,

*Rinodina Bischoffii*, *R. ocellata*, *R. calcarea*,

*Physcia dubia*, *P. caesia*, *P. tenella*.

Là encore, on se trouve le plus souvent en présence de mélanges d'associations du **Caloplacion pyraceae** et du **C. deripientis** ; mais, dans bien des cas, celles-ci sont plus faciles à caractériser que sur les rochers non ensoleillés. Et on peut conclure, à notre avis, que, outre quelques éléments très nitrophiles du **Caloplacetum elegantis**, du **C. murorum** et du **Physcietum dubiae**, les peuplements de Lichens des surfaces calcaires + inclinées et exposées au soleil, renferment surtout des espèces de l'**Aspicilietum calcareae** et du **Caloplacetum variabilis**, avec quelques représentants de l'**Aspicilietum contortae** (Kaiser 1926) Klement 1955 et de l'**Acarosporetum glaucocarpae**.

3° Sur les parois calcaires – verticales ou en surplomb, la flore lichénique est également assez riche quoique bien moins que sur les parois non calcaires.

*a*) Les parois peu ensoleillées, mais sèches et bien éclairées présentent une végétation passablement variée bien que très clairsemée (10 %) et constituée essentiellement par :

*Verrucaria tristis*, *V. sphaerospora* (rare),

Source MNHN, Paris

*Thelidium papulare, Polyblastia cupularis, Stanrothele elopima,*
*Dermatocarpon miniatum* v. *ensoleæ* et v. *complicatum,*
*Collema polycarpum,*
*Lecidea rhaetica, L. subumbonata, L. rhagadiella* (?), *L. micacea, L. vulgata, L. stigmatea,*
*Toninia candida, Rhizocarpon calcareum,*
*Sarcogyne pruinosa,*
*Lecanora dispersa* f. *pruinosa,*
*Aspicilia caesiocinerea, A. calcarea, A. candida,*
*Protoblastenia rupestris, P. calva, P. incrustans,*
*Caloplaca variabilis, C. lecideina, C. australis, C. Poulii.*

Comme le montre cette liste, le **Toninietum candidae** Kaiser 1926, y est bien caractérisé, en particulier avec *Toninia candida, Verrucaria tristis* et *Collema polycarpum*. Par contre, d'autres associations calcicoles (**Aspicilietum calcareae, Lecideetum juranae, Caloplacetum variabilis**,...) n'y figurent qu'à l'état fragmentaire.

Quant au **Caloplacetum elegantis** qui s'installe si fréquemment sur ces parois dans les montagnes calcaires du S de la France, notamment sur le versant N du Mont Ventoux, il ne se manifeste guère ici que par quelques individus mal développés de *Xanthoria elegans, X. candelaria, Caloplaca murorum*, dans les stations où les apports de nitrates sont très importants, ce qui est notamment le cas sur le versant E du Serre-Orel. Parfois, comme à cet endroit, sur une paroi de calcaire liasique exposée au NE, on peut trouver en même temps que ces Caloplacetées très nitrophiles, deux autres beaucoup moins banales : *Caloplaca arnoldiana* et dans les anfractuosités de la roche : *C. caraminum* (**Caloplacetum caraminum** Poelt 1955).

Enfin près des sommets exposés, comme sur la crête de la Montagne de Chaillol, croissent parfois, mais très rarement, quelques touffes de *Ramalina pollinaria* (**Ramalinetum pollinariae** Frey 1952).

*b*) Les parois en surplomb exposées au N sont beaucoup plus pauvres et nous n'y avons guère rencontré que *Verrucaria calciformis* (?), *Collema rupestre* et *Diploschistes albissimus*.

*c*) Les parties les plus humides de ces parois calcaires verticales ou en surplomb peu ensoleillées — surtout le long des fissures — hébergent aussi ce *Collema* ainsi que *Thelidium Unyeri*.

*d*) Les parois ensoleillées ne sont pas non plus extrêmement riches, mais la densité de la végétation y est plus élevée (60-80 %). On y rencontre beaucoup d'espèces déjà citées, notamment du **Lecideetum juranae** et de l'**Aspicilietum calcareae** :

*Lecidea rhaetica, L. subumbonata, Rhizocarpon calcareum,*
*Aspicilia calcarea, A. candida,*
*Caloplaca variabilis, C. australis, C. Poulii*...

Près des sommets des représentants du **Caloplacetum elegantis** et du **C. murorum** s'y établissent assez fréquemment. Toutefois ce qui caractérise surtout la flore de ces parois, c'est la présence de deux espèces réputées rares, mais en fait communes dans les Alpes françaises, et que nous avons observées dès l'altitude de 1000 m dans les régions de Barcelonnette et de Gap :

Source MNHN, Paris

*Glypholecia scabra* fréquent sur les blocs calcaires proches de l'ancienne route du Galibier.

*Tylostichistes rouxianus*, si abondant sur les schistes calcaires du versant S de la Montagne de Chaillol où il s'abrite souvent entre les feuillets de ces roches. Bien que s'installant aussi sur les parois moins ensoleillées dans la région étudiée, ce Lichen n'est ici vraiment fréquent et bien développé que sur les roches exposées au S ; alors que dans les environs de Gap et de Barcelonnette (vers 1000 m d'altitude) et sur le versant N du Mont Ventoux (vers 1500 m), il ne se rencontre jamais en plein midi, mais seulement sur les parois exposées au N et à l'E.

A noter enfin la présence fréquente sur les Mousses (*Orthotrichum*, *Grimmia*, *Schistidium*) de *Caloplaca schistidii* et de *Candelariella vitellina*.

## II. Végétation lichénique terricole, humicole et muscicole.

**A. Peuplements franchement calcicoles**, s'établissant sur la terre faisant nettement effervescence avec l'acide chlorhydrique du commerce.

1° Dans les fentes de rochers calcaires où s'accumule toujours un peu de terre, et parfois directement sur la roche altérée, croissent quelques Lichens calcicoles peu nombreux appartenant, pour la plupart, au **Fulgensietum alpinum** Poelt 1951 :

*Solorina bispora* et *S. crispa*, surtout abondants sur le versant N de Serre-Orel,

*Psora decipiens*, très répandu quelle que soit l'exposition, *P. globifera*, entre les feuillets des schistes de l'extrémité E de la Montagne de Chaillol (2500 m),

*Toninia coeruleonigricans*, sur les blocs du versant S du Galibier, près de l'ancienne route,

*Squamarina frigida*, pas très commun, mais assez indifférent à l'exposition,

*Fulgensia bracteata*, surtout sur les rochers exposés au N,

*Caloplaca nivea*, apparemment très rare, rencontré seulement sur les blocs du versant S du Galibier.

Peut-être faut-il également considérer comme faisant partie de ce *Fulgensietum* une forme à thalle presque noir de *Dermatocarpon rufescens* (?) observée sur les schistes métamorphiques durs du versant N du Grus-Ane, bien que la terre sur laquelle se développe ce Lichen ne fasse pas effervescence avec H Cl.

2° Sur les sols calcaires on retrouve assez fréquemment *Psora decipiens* et, bien plus rarement (jusqu'ici seulement sur le versant N de Serre-Orel), *Fulgensia bracteata*, *Solorina bispora* et *S. crispa*. Mais on rencontre aussi sur ces substrats, surtout lorsque l'humus est abondant, *Peltigera rufescens*, *Cladonia furcata*, *C. pyxidata*, *C. pityrea*, *Toninia squamulosa*, *Cetraria islandica*, *C. crispa*, *C. aculeata*, *C. nivalis*, *C. juniperina* v. *Tilesii*, *Cornicularia aculeata*, *Rinodina mniaraea*.

C'est aussi sur un sol calcaire riche en humus, et à proximité de *Lecanora hypnorum* et d'*Aspicilia verrucosa*, que le Dr Poelt a trouvé, au sommet du Petit-Galibier, *Protoblastenia terricola* et *Buellia geophila*.

Source MNHN, Paris

**B. Peuplements calcifuges.**

1° Les sols non calcaires et l'humus sont beaucoup plus riches en espèces. Celles-ci se rencontrent presque toutes dans le *Varrinietum*. Partout abonde *Cetraria islandica* dont la f. *platyna* est souvent fertile ; *Cetraria tenuifolia* est également très répandu mais moins fréquent. Les autres espèces appartiennent surtout aux associations suivantes :

a) Le **Psoretum demissae** Frey 1923, caractérisé par *Psora demissa*, surtout humicole, et par *Peltigera venosa*, franchement terricole. On y rencontre aussi, assez souvent, *Sterocaulon alpinum*, *Peltigera aphthosa* (en mélange avec l'espèce très voisine *P. malacea* qui prend la prédominance au-dessous de 2000 m, mais devient rapidement très rare au-dessus de cette altitude) et, surtout sur les Mousses ± mortes, *Biatora mycetea*, *Psoroma hypnorum*. Dans les combes à neige et parmi les blocs de rochers, *Solorina crocea* et *Lobaria linita* se mêlent aux espèces précédentes mais ne sont vraiment abondants qu'au Col des Rochilles.

Faut-il peut-être aussi parler de cette association des Lichens croissant de préférence sur les sols tourbeux comme *Polyblastia Sendtneri*, *Toninia squalescens*, *T. fusispora*, *Thelocarpon impressellum* (tous rencontrés (sauf le second qui est commun partout) uniquement sur le versant N du Galibier un peu à l'E du col ; à moins que ces espèces ne se rattachent plutôt au **Lecidetum limosae** Klement 1955 dont nous n'avons trouvé qu'une espèce caractéristique, et seulement au sommet du Petit-Galibier, sur les débris végétaux : *Lecidea assimilata*.

b) Le **Cladonietum mitis** Krieger 1937, paraissant s'installer de préférence dans les stations où le relief est peu tourmenté et la couverture végétale plutôt réduite. Il est bien représenté (notamment dans le bas de la Combe de Laurichard) avec :

*Cladonia subsylvatica* (= *C. mitis*), *C. sylvatica* (le plus répandu des *Cladonia* de la région), *C. rangiferina* (beaucoup plus rare), *C. uncialis* (observé seulement au Col des Rochilles), *C. pleurota*, *C. furcata*, *C. gracilis* v. *dilacerata*, *C. macrophylloides*, *C. verticillata*, *C. fimbriata*, *C. rhodophaea*, *C. pyxidata*, *C. pityrea*, *Cornicularia lemnissima*, accompagnés de *Peltigera rufescens* et de *P. polydactyla*, dans les endroits les plus secs, et de *P. malacea* (beaucoup plus rare), dans les endroits les plus humides.

c) Le **Thamnolietum vermicularis** Gams 1927, qui se substitue au précédent dans les parties les plus ventées du *Varrinetum*. Trois des espèces caractéristiques de ce groupement existent dans la région étudiée : *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria ochroleuca* et *A. nigricans* (ce dernier, seulement, assez rare). Elles y sont accompagnées d'autres Lichens fruticuleux qui sont, outre *Cetraria islandica* et *C. tenuifolia* déjà mentionnés : *Sphaerophorus globosus* (rare), *Cladonia elongata* (beaucoup plus fréquent), *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. juniperina* v. *Tilesii*. Parmis se développent également, et surtout sur les Mousses : *Parmelia physodes*, *P. vittata*, *P. centrifuga*, *P. fuliginea*, *Evernia prunastri* (très rare), *Anaptychia stippea*.

Enfin rappelons ici la présence, déjà signalée par Mme Körber (1952), en différents points de la région étudiée et en particulier sur le versant N de Serre-Ore, d'un Lichen ordinairement corticole, *Letharia divaricata*,

Source MNHN, Paris

se développant parmi les espèces du *Thamnolietum* sur des sols ± dépourvus de carbonate de calcium et sur des débris végétaux.

*d*) L'**Aspicilietum verrucosae** Frey 1927, représenté par un ensemble d'espèces se développant sur les débris végétaux et sur les Mousses mortes, quelle que soit la nature du sol :

*Gyalecta peziza*, *G. geoica*, *G. foveolaris*, ce dernier de beaucoup le plus commun et trouvé associé à *Leptogium pusillum* (?) sur le versant S de la Montagne de Chaillol,

*Leptogium lichenoides* v. *pulvinatum*, *Parmeliella lepidota*,

*Pannuria brunnea*, *P. nebulosa*,

*Lecidea Wulfenii*, *Perlusaria glomerata*,

*Ochrolechia frigida*, *O. upsaliensis*, *Lecanora hypnorum*, *Aspicilia verrucosa*,

*Caloplaca stillicidiorum*,

*Rinodina nimbosa*, *R. mniaraea*, *R. turfacea*,

*Physcia muscigena* parfois parasité par *Leciographa muscigenae*.

Sur les mêmes substrats se rencontrent aussi d'autres espèces dont certaines, tout au moins, appartiennent peut-être à d'autres associations

1) *Caloplaca saxifragarum* localisé sur les tiges mortes de Saxifrage, presque toujours accompagné de *Lecanora Hageni* v. *coerulescens* et de *Caloplaca stillicidiorum* auxquels s'associent assez souvent *Candelariella vitellina*, *Caloplaca tiroliensis*, *C. Schoeferi*, toutes ces espèces pouvant d'ailleurs, contrairement à *C. saxifragarum*, se rencontrer sur les restes de plantes les plus divers et même sur les Mousses vivantes.

2) Un autre *Caloplaca* extrêmement commun sur tous les débris végétaux où il se trouve le plus souvent isolé : *Caloplaca cinnamomea*.

3) Quelques autres Lichens beaucoup moins répandus : *Thelopsis melathelia*, *Lecidea vernalis*, *Catillaria sphaeroides*, *Bilimbia sphaeroides*, *Buellia herbarum*, *B. alpina*, *Varicellaria rhodocarpa* v. *constans*, *Lecanora rhypariza*, *L. castanea*, *Caloplaca nigricans*, *C. tetraspora*, *Buellia laureassiae*, *Rinodina archaeoides*. Par contre nous n'avons pas retrouvé *Rinodina roscida* (Smrft) Arn. signalé par Nylander à La Grave.

2° Les Mousses vivantes hébergent aussi de nombreuses espèces dont la plupart ont déjà été mentionnées, car non strictement muscicoles. Certaines comme *Candelariella vitellina*, *Xanthoria candelaria*, *Physcia caesia*,... sont aussi et surtout saxicoles. D'autres plus nombreuses, comme *Lecanora rhypariza*, *Caloplaca nigricans*, *C. tiroliensis*, *C. Schoeferi*, *Physcia muscigena*... croissent aussi bien sur les Mousses vivantes que sur les Mousses mortes et les débris végétaux. Enfin *Physcia sciastra* v. *muscicola*, observé en même temps que le type sur un bloc granitique de la haute vallée de la Romanche, et *Caloplaca Schistidii*, exclusivement muscicoles mais envahissant les petites Mousses des rochers calcaires, ont déjà été cités. De sorte que les espèces strictement muscicoles — tout au moins dans la région étudiée — et dont il n'a pas été encore question se réduisent à deux. Ce sont *Nephroma parile* et *Peltigera horizontalis* que nous n'avons rencontrés que sur des rochers ± humides et recouverts d'une épaisse couche de Mousses sur les bords de la Guisane au NE du Lautaret, à environ 1900 m d'altitude.

Source MNHN, Paris

## III. Végétation lichénique corticole et lignicole.

**A. Lichens corticoles.** — Les arbres étant peu nombreux et, au surplus, très pauvres en Lichens aux environs immédiats du Lautaret, nous n'avons pas étudié en détail les Lichens corticoles de cette région.

Nous avons toutefois constaté que les arbres les plus riches en Lichens, à peu de distance de la Station alpine, étaient les Sorbiers (*Sorbus aucuparia* L.) et les Mélèzes (*Larix decidua* Mill.) situés à la partie supérieure de l'aulnaie à *Alnus viridis* (Chaix) DC. des Prés-Brunel, vers 2000 m d'altitude.

Alors que sur les Aulnes nous n'avons pu trouver que *Caloplaca cerina* et *Physcia stellaris*, sur les Sorbiers nous avons observé en outre *Parmelia aspidota* f. *prunosa*. Sur les Mélèzes ces trois Lichens tendent à se localiser sur les branches où ils sont accompagnés de *Lecidea parasema*, *Parmelia exasperatula*, *Xanthoria polycarpa*, *Usnea comosa*, l'ensemble constituant manifestement un mélange de **Physcietum ascendentis** Ochsner 1928 et de **Letharietum vulpinae** Frey 1937, extrêmement incomplets.

Le *Physcietum* est un peu mieux développé sur les *Vaccinium uliginosum* L. situés sur la rive droite du torrent de Rochenoire, un peu en amont de la route de Briançon au Lautaret. Sur les parties ligneuses de ces plantes existent en effet *Lecidea parasema*, *Lecanora carpinea*, *L. chlarotera* et *Caloplaca cerina*. Par contre il se trouve réduit à l'extrême sur la plupart des arbrisseaux du *Vaccinietum*, notamment sur les Genévriers (*Juniperus nana* Willd.) où les seules espèces représentées sont *Lecidea parasema* et *Caloplaca cerina*.

Quant au *Letharietum* nous lui avons trouvé son maximum de développement sur les Mélèzes de la haute vallée de la Clarée où abondent *Letharia vulpina*, *Parmelia furfuracea*, *P. physodes*, *P. tubulosa*, *P. vittata*,... mais nous n'avons pu l'examiner que très superficiellement.

**B. Lichens lignicoles.** — Au contraire, à cause de leur abondance relative nous avons fait un relevé aussi complet que possible des espèces lignicoles croissant sur les bois ouvragés du Jardin alpin (pieux de la clôture, bancs, etc...) et nous avons pu constater les faits suivants :

1° Sur les parties N et W de la clôture les Lichens manquent presque totalement.

2° Sur les pieux de celle-ci la plupart des espèces sont localisées au sommet de ces derniers, à la surface de la section horizontale. Sur les parties verticales ne se rencontrent guère, et en général seulement vers le haut, *Lecanora varia* et *Buellia punctata*, les plus abondants de tous les Lichens lignicoles observés.

3° L'ensemble des espèces lignicoles rencontrées peut être divisé en 6 catégories :

*a*) Espèces ubiquistes : *Lecanora umbrina*, *Candelariella vitellina*, *Caloplaca cerina*, *C. pyracea*, *Xanthoria candelaria*, *Buellia punctata*.

*b*) Espèces surtout corticoles : *Lecidea parasema* (l'une des espèces les plus abondantes), *Usnea comosa*, *Xanthoria polycarpa*, *Buellia lauricassiae*, *Physcia stellaris*.



Source MNHN, Paris

c) Espèce lignicole ou corticole : *Cyphelium tigillare*.

d) Espèces ± strictement lignicoles : *Lecidea globularis* (l'espèce voisine *L. elabens* n'a pas été trouvée au Lautaret mais seulement sur le bois de Conifères morts, dans la haute vallée de la Claree, en compagnie du suivant), *Lecanora varia*, *L. symmicta*, *L. umyhicola*, *L. sarcopis*, *L. sarcopisioides*, *Caloplaca ammiospila*, *C. discoidalis*, *Rinodina archara*.

e) Espèces surtout saxicoles :

1) *Acarospora veronensis*,

2) des *Lecanora* rares, mal développés et souvent stériles : *L. gangaleoides*, *L. mumulis*, *L. melanophthalma*, *L. rubina*,

3) *Parmelia infumata*,

4) un seul exemplaire également très mal développé et stérile de *Ramalina strepsilis*,

5) quelques lobes de *Xanthoria elegans*.

f) Espèce parasite : *Caloplaca epithallina* sur *Lecanora melanophthalma*.

Ainsi, à côté d'associations lignicoles ± incomplètes parmi lesquelles la mieux représentée est le **Lecanoretum symmictae** Klement 1955, se trouvent également, mais à l'état extrêmement fragmentaire, les associations corticoles mentionnées plus haut et même des associations saxicoles, en particulier le **Ramalinetum strepsilis**.

## Liste des Lichens observés dans la région du Lautaret et du Galibier.

Abréviations :

R : Espèces saxicoles indifférentes à la teneur de la roche en carbonate de calcium.
RC : Espèces saxicoles calcicoles.
RS : Espèces saxicoles calcifuges.
RSc : Espèces se développant sur les roches contenant une très faible quantité de carbonate de calcium, roches ne faisant pas effervescence avec l'acide chlorhydrique du commerce.
T : Espèces terricoles indifférentes à la teneur en carbonate de calcium.
TC : Espèces terricoles calcicoles.
TS : Espèces terricoles calcifuges.
TSc : Espèces se développant sur des sols contenant une très faible quantité de carbonate de calcium.
H : Espèces humicoles, croissant sur l'humus, les débris végétaux, les Mousses mortes, ...
M : Espèces muscicoles, se développant sur les Mousses vivantes.
E : Espèces corticoles.
L : Espèces lignicoles.
P : Espèces parasites, se développant aux dépens d'autres Lichens.
St : Thalles dépourvus d'apothécies.

*N.B.* : Les indications : Lautaret, Clochettes, Combeynot, N 2089, S Chaillol, Tufs de la Guisane, Rochemoire, N Galibier,... désignent respectivement : les abords immédiats du Col du Lautaret, l'arête des Clochettes, l'Épaulement central de Combeynot, le versant N de la Butte 2089, le versant S de la Montagne de Chaillol, les tufs situés sur la rive gauche de la Guisane à environ 1 km au NE du Col du Lautaret, la vallée du torrent de Rochemoire, le versant N du Galibier au NE et à moins de 1000 m du Col du Galibier,...

Source MNHN Paris

*Verrucaria rupestris* Schrad. (?), RC, Calcaires ensoleillés.
— *muralis* Ach. (?), RC, Combeynot.
— *grisoumbrina* Migula = *V. Leightoni* Mass. (?), RC, Combeynot.
*sphaerospora* Anzi = *Dermatocarpon anzianum* Servit, RC, RSc, rare.
— *tabulepholdes* Nyl. (?), RC, surplomb N, Galibier.
— *fuscula* Nyl. (?), RC, Combeynot, béton de l'ancien réservoir d'eau du Lautaret.
*tristis* (Mass.) Krmplh., RC, Combeynot, tufs de la Guisane.
— *tuberculata* (Mass.) Trev., RSc, versant W du Gros-Ane.
*anziana* Gar., RS, lit de la Guisane.
*margacea* Wg., RS, lit de la Guisane.
*aquatilis* Mudd., RS, surtout Lac de la Clarée.
*Thelidium Ungeri* Fw., RC, Combeynot, Galibier.
*pyrenophorum* (Arh.) Mudd., RC, Combeynot.
*papulare* (Fr.) Arn., RC, Combeynot.
— *obscurum* (Ach.) Zsch., RC, N 2089.
*subtrimbitum* (Nyl.) Zsch. (?), RC, Combeynot.
*pachysporum* Zsch. (?), RC, Combeynot.
*Polyblastia verrucosa* (Arh.) Lonn. (?), RC, Combeynot.
— *cupularis* Mass., RC.
*fuscoargillacea* Anzi, RC. ; v. *cinerea* Müll. Arg., RC, N 2089.
*Sendtneri* Krmplh., H, N Galibier.
*Stamnotrix rufa* (Mass.) Zsch., RC, beton de l'ancien réservoir d'eau du Lautaret.
*elopima* (Wg.) Th. Fr., RC.
*fuscoruprea* (Nyl.) Zsch., RS, lit de la Guisane.
*umbrina* (Wg.) A. L. Sm. = *S. lithina* (Ach.) A. Z. — *S. fissa* (Tayl.) Zw., RS, lit de la Guisane.
*Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann v. *cirsodes* (Ach.) Vain. RC, parois + verticales, Lautaret ; v. *complicatum* (Lightf.) Hellb., RC, parois + verticales (fentes).
*polyphyllum* (Wulf.) DT. et S., RSc, fentes, paroi verticale exposée W, Clochettes.
*rivulorum* (Arn.) DT. et S., RS, lit de la Guisane.
*aquaticum* (Weis) A. Z., RS, lit de la Guisane.
*rufescens* (Ach.) Th. Fr. (?), RSc, fentes, schistes métamorphiques, N Gros-Ane.
*insulare* (Mass.) Migula, RC, P, sur *Aspicilia calcarea*, Lautaret.
*Thelopsis melathelia* Nyl., H, Combeynot.
*Cyphelium tigillare* Ach., L, hane, Jardin alpin.
*Sphaerophorus fragilis* (L.) Pers., RS, Combeynot.
*Arthonia varians* (Dav.) Nyl., RS, P, apothécies de *Lecanora rupicola*.
*Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norm., RS, peu commun.
— *albissimus* (Ach.) DT., RC, parois en surplomb exposées N, N Serre-Orel.
*actinostomus* (Pers.) A. Z., RS, schistes permiens, Station météorologique des Rochilles.
*Gyalecta foveolaris* (Ach.) Schaer., H, assez commun.
— *geoica* (Wg.) Ach., H, beaucoup moins répandu.
— *peziza* Monl., H, Combeynot.

Source MNHN, Paris

*Coenogonium nigrum* (Huds.) A. Z., = *C. germanicum* Glürk = *C. ebeneum* (Dillw.) A. L. Sm., RS, paroi verticale humide exposée au N, Combeynot (2100 m) (St.).

*Collema polycarpum* Hoffm., RC, surtout parois verticales.

— *rupestre* (Sw.) Rabh. = *C. flaccidum* Ach., RC, parois ± verticales humides (St.).

— *undulatum* Laur. ap. Fw. = *C. Laurri* Fw. (?), RC, tufs de la Guisane (St.).

— *auriculatum* Hoffm. = *C. granosum* (Schreb.) Rabh. (?), RC, tufs de la Guisane (St.).

*Leptogium pusillum* Nyl. (?), H, avec *Gyalecta foveolaris*, S Chaillol.

— *lichenoides* (L.) A. Z. v. *pulvinatum* (Hoffm.) A. Z., H, (St.).

*Parmeliella lepidota* (Smrft.) Vain., H (St.).

*Pannaria brunnea* (Sw.) Nyl. = *P. pezizoides* (Web.) Trev., H.

— *nebulosa* Nyl., H.

*Psoroma hypnorum* (Vahl) S. Gr., M, H.

*Lobaria linita* Arh., TS, sols humides (Combes à neige) (St.).

*Solorina crocea* (L.) Ach., TS, sols humides (Combes à neige).

— *octospora* Arn., TC, TSc.

— *bispora* Nyl., TC, anfractuosités du sol, fentes de rochers, N Serre-Orel, Combeynot.

*Nephroma parile* Ach., M, rochers sur la rive gauche de la Guisane à la hauteur des Prés-Brunet (St.).

*Peltigera aphthosa* (L.) Willd., M, TS (en général St.).

— *variolosa* (Mass.) Gyeln., M, TS, très rare au-dessus de 2200 m (en général St.).

— *venosa* (L.) Baumg., TS, N Galibier.

— *malacea* (Ach.) Funck, M, TS, rare (St.).

— *horizontalis* (L.) Baumg., M, sols et rochers humides.

— *polydactyla* (Neck.) Hoffm., M, TS.

— *rufescens* (Weis) Humb., M, T, endroits secs.

*Crocynia neglecta* (Nyl.) Hue = *Lecidea neglecta* Nyl., RS, TS, H, M, sol et anfractuosités de rochers.

*Lecidea vernalis* (L.) Ach., H, *Vaccinietum*.

— *assimilata* Nyl., H, Petit-Galibier.

— *Wulfenii* (Hepp) Arn., H.

— *vitellinaria* Nyl., RS, P, sur *Candelariella vitellina*, surtout Clochetles.

— *parasema* Ach., E, L.

— *lalypiza* Nyl., RS, blocs Lautaret, schistes S Chaillol.

— *subcongrua* Nyl. (?), RSc, parois verticales de schistes métamorphiques exposées N, Gros-Ane, Combeynot.

— *micacea* Krh., RC, v. *sublaevigata* (Vain.) n. c., Combeynot ; v. *incongrua* (Nyl.) n. c., f. *carsiocinerea* (Vain.) n. c., Clôt des Vaches.

— *vulgata* A. Z. v. *pilularis* (Th. Fr.) H. Magn., RC, Combeynot.

— *stigmatea* Arh. f. *incrustacea* (Müll. Arg.) H. Magn., RC.

— *goniophila* Flk., RS.

— *globularis* (Ach.) Nyl. = *L. miscella* Nyl., L, pieux de la clôture du Jardin alpin.

— *elabens* Fr., L, souches de *Pinus cembra* L., haute vallée de la Clarée (2100 m).

Source MNHN, Paris

- *verrucosa* (Flk.) Krb., RS, surtout blocs.
*rimiseda* Nyl., RS, fissures, paroi ± verticale de schistes métamorphiques, Combeynot (2100 m).
- *coarctata* (Sw.) Nyl., RS, calcaire décalcifié, près du sol, N 2089.
= *kochiana* Hepp, RS, surtout parois ± verticales.
= *enteromorpha* (Fw.) Vain. = *L. plana* (Lahm) Nyl., RS, schistes S Chaillol.
*lithophila* Ach., RS, calcaires décalcifiés, Serre-Orel.
*tessellata* Flk., RS, surtout parois ± verticales ; v. *caesia* Anzi, RSc, surtout parois, notamment Chaillol.
*lactea* Flk. = *L. vogesiaca* Schaer. = *L. swartzoidea* Nyl., RS, surtout parois.
- *speirea* Ach., RS, RSc, surtout parois.
= *confluens* (Web.) Ach., RS.
*contigua* (Hoffm.) Fr. = *L. platycarpa* Ach. = *L. steriza* (Ach.) Vain. = *L. macrocarpa* (DC.) Th. Fr., RS, surtout près du sol.
*superba* Krb., RS, paroi ± verticale de schistes métamorphiques exposée N, au ras du sol, Combeynot (2300 m).
*alboceruleascens* (Wulf.) Ach., RS, surtout près du sol.
*rhaetica* Hepp, RC.
= *subumbonata* Nyl. = *L. petrosa* Hue, RC.
= *rhagadiella* (Nyl.) Th. Fr. (?) = *Aspicilia rhagadiella* Hue, RC, surtout parois.
*elata* Schaer., RS, parois ± verticales ; v. *subfarinacea* H. Magn., RSc, parois.
*armeniaca* (DC.) Fr., RS, parois.
*viridiatra* (Stenh.) Schaer. = *L. luteoatra* Nyl., RS, presque exclusivement quartzites.
= *Dicksonii* (Gm.) Ach., RS, rochers riches en oxydes de fer.
- *silacea* Ach., RS, rochers riches en oxydes de fer.
= *aenea* Duf., RS, surtout parois ± verticales.
= *atrobrunnea* (Ram.) Schaer., RS, surtout rochers fréquentés par les oiseaux.
= *nigrogrisea* Nyl., RS, parois ± verticales de schistes métamorphiques ferrugineux, Combeynot (2200 m).
*obscurissima* Nyl., RS, surtout parois ± verticales.
*griseoatra* (Huffm.) Fw. = *Aspicilia tenebrosa* (Fw.) Krb., RS, surtout parois.
*Psora demissa* (Rustr.) Almq., H, TS.
*decipiens* (Hedw.) Hoffm., TC.
*rubiformis* (Wg.) Th. Fr., TSc, fentes, parois ± verticales de schistes métamorphiques, Clocheltes, Combeynot.
*globifera* (Ach.) Mass., TSc, entre les feuillets de schistes ± calcaires, Chaillol.
*conglomerata* (Ach.) Krh., RS, surtout parois ± verticales.
*Toninia coeruleonigricans* (Lightf.) Th. Fr. = *Thalloedema vesiculare* (Hoffm.) Mass., TC, fentes, parois ± verticales, blocs, S Galibier.
*candida* (Web.) Th. Fr. incl. *T. intermedia* (Mass.) Oliv., RC, parois ± verticales, surtout fentes.
*fusispora* (Hepp) Th. Fr., H, N Galibier.
- *syncomista* (Flk.) Th. Fr., TSc, TC.

Source MNHN, Paris

— *squarrosa* (Ach.) Th. Fr., TS, H.
*Catillaria sphaeroides* (Mass.) Schaer., H, M, N 2089.
*Bilimbia sphaeroides* (Dicks.) Th. Fr., H, Combeynot.
*Bacidia herbarum* (Hepp in Stiz.) Arn., H, Lautaret.
– *alpina* (Schaer.) Vain., TS, H, Combeynot.
*Rhizocarpon superficiale* (Schaer.) Vain., RS, RSc.
— *effiguratum* (Anzi) Th. Fr., RS, RSc, surtout parois ± verticales.
– *pusillum* Ruk., RS, RSc, P, surtout sur *Sporastatia testudinea* et divers *Aspicilia*, parois verticales exposées W, Clochettes.
— *alpicolum* (Wg.) Rabh., RS, surtout parois (peu commun).
— *sublestum* (Nyl.) A. Z., RS, paroi de quartzite exposée au N, Grand-Galibier.
— *badioatrum* (Flk.) Th. Fr., RS.
– *polycarpum* (Hepp) Th. Fr., RS, assez hygrophile.
– – *Montagnei* (Fw.) Krb. incl. *R. geminatum* (Fw.) Krb., RS.
– *excentricum* (Ach.) Arn., RS.
– – *lavatum* (Fr.) Hazsl., RS, surtout près du sol.
— *calcareum* (Weis) Anzi incl. *R. umbilicatum* (Ram.) Flag., RC.
— *atroflavescens* Lynge, RSc, surtout parois ± verticales.
— *geographicum* (L.) DC. v. *saanaënse* (Ras.) n. c., RSc. ; v. *sublucidum* (Räs.) n. c., RS ; v. *macrosporum* (Räs.) n. c., RS ; v. *tinei* Torn. RS ; v. *lindsayanum* (Ras.) n. c., RS, Combeynot (2300 m) ; v *lecanorinum* (And.) n. c., Combeynot (2300 m).
*Cladonia rangiferina* (L.) Web., TS, surtout entre Prés-Brunet et Clochettes (St.).
— *sylvatica* (L.) Harm. em. Sandst., TS, *Vaccinietum* (le plus répandu des *Cladonia*) (St.).
— *subsylvatica* Stirton = *C. mitis* Sandst., TS, *Vaccinietum*, notamment au bas de la Combe de Laurichard (St.).
— *uncialis* (L.) Hoffm., TS, Rochilles.
– *furcata* (Huds.) Schrad., T, pas très commun (St.).
— *gracilis* (L.) Willd. v. *dilacerata* Flk., TS, Combe de Laurichard (St.).
— *elongata* (Jacq.) Hoffm. v. *esquamosa* Anders, TS (St.) ; v. *squamosa* Anders f. *Huguenii* Del., TS (St.).
— *macrophyllodes* Nyl., TS (St.).
— *pityrea* Flk. f. *crassiuscula* (Coem.) Vain., TS.
— *pyxidata* (L.) Fr., T (St.).
— *chlorophaea* (Flk.) Zopf, TS, *Vaccinietum* (St.).
— *fimbriata* (L.) Fr., TS (*Vaccinietum*), E (base du tronc des Conifères) (St.).
— *verticillata* Hoffm., TS, *Vaccinietum* (St.).
*Stereocaulon alpinum* Laur., TS, H (St.).
*Umbilicaria cinereorufescens* (Schaer.) Frey, RS, parois ± verticales, très orophile (en général St.).
— *crustulosa* Ach. em. Frey, RS, surtout suintements, parois, assez nitrophile.
— *ruebetiana* (DR. et Frey) Frey, RS, parois verticales dures, hemi-nitrophile.
– *hirsuta* (Sw.) Ach. em. Frey, RS, anfractuosités abritées et peu ensoleillées, nitrophile (St.).

Source MNHN, Paris

*vellea* (L.) Ach., RS, surtout suintements parois abritées, non nitrophile (en général St.).
*cylindrica* (L.) Ach., RS, type, f. *microphylla* (Anzi) Frey et f. *mesenteriformis* (Wulf.) Frey.
*virginis* Schaer., RS, hauts sommets.
*deusta* (L.) Ach., RS, toujours près du sol (en général St.).
*corrugata* (Hoffm.) Flk., RS, surtout sommet et parois = inclinées des gros blocs, nitrophile (St.).
*polyphylla* (L.) Funck, RS, surtout sommet des gros blocs, très rare, nitrophile (St.).
*subglabra* (Nyl.) Harm., RS, type (St.) et v. *pallens* (Nyl.) Frey.
*cinerascens* (Arn.) Frey, RS, avec le précédent, douteux (St.).
*decussata* (Vill.) Frey = *L. reticulata* (Schaer.) Nyl., RS, assez nitrophile (en général St.).
*leiocarpa* (DC.) Frey, RS, avec le précédent mais seulement sur les quartzites (St.).
— *laevis* (Schaer.) Frey, RS, surtout parois, haute vallée de la Romanche, très rare (St.).
— *microphylla* (Mass.) Frey, RS, parois dures.

*Thelocarpon impressellum* Nyl., H, sol tourbeux, N Galibier.
*Sporastatia cinerea* (Schaer.) Krb., RS, surtout parois verticales ou un peu en surplomb exposées N.
— *testudinea* (Ach.) Mass. = *S. morio* (Ram.) Krb., RS, surtout parois verticales dures exposées S, type, f. *pallens* (Mont.) H. Magn. et f. *coracina* (Smrft.) H. Magn.
*Sarcogyne pusilla* Anzi, RC, schistes calcaires, Chaillol.
— *urceolata* Anzi, RC, Serre-Orel.
*algoviae* H. Magn., RC, blocs calcaires, S Galibier,
*pruinosa* (Sm.) Krb., RC, Combeynot, N 2089,... ; v. *macroloma* (Flk.) H. Magn. et v. *platycarpoides* (Anzi) H. Magn.
*Acarospora oxytona* (Ach.) Mass., RS, parois dures peu ensoleillées.
*chlorophana* (Wg.) Mass., RS, comme le précédent mais beaucoup plus rare et plus orophile : Combeynot au-dessus de 2500 m.
— *sinopica* (Wg.) Krb., Rs, schistes metamorphiques très riches en oxyde de fer.
— *Normanii* H. Magn., RSc, schistes et calcaires décalcifiés, Chaillol, 2089.
— *hospitans* H. Magn., RSc, P, surtout sur *Aspicilia*.
- *veronensis* Mass., RS (commun) et L (sommet des pieux de la clôture du Jardin alpin).
- *badiofusca* (Nyl.) Th. Fr. (?), RSc, schistes et grès du Flysch, Chaillol.
- *peliocypha* (Wg.) Arn., RSc, grès du Flysch, S Chaillol.
*cervina* (Pers.) Mass. = *A. percaena* (Ach.) Stnr. = *A. percaenoides* (Nyl.) Flag., RC, calcaires ensoleilles, Lautaret.
- *glaucocarpa* (Wg.) Krb., RC, calcaires ensoleilles, Alpe du Lauzet,... (2000 m).

*Glypholecia scabra* (Pers.) Müll. Arg. = *G. rhagadiosa* (Ach.) Nyl., RC, parois ensoleillées.
*Varicellaria rhodocarpa* (Krb.) Th. Fr. v. *constans* Erichs,, H, Combeynot (2200 m).
*Pertusaria lactea* (L.) Arn., RS, surtout parois peu ensoleillées (St.).

Source MNHN, Paris

— *flavicans* Lamy, RSc, parois ± verticales (St.).
— *corallina* (L.) Arn., RS, surtout parois peu ensoleillées (St.).
— *isidioides* (Schaer.) Arn., RS, paroi de schistes métamorphiques exposée N, Clochettes (St.).
— *stalactiza* Nyl., RS, surplomb de schistes métamorphiques exposé N, Combeynot (St.).
— *glomerata* (Ach.) Schaer., H, M, Serre-Orel.
*Ochrolechia upsaliensis* (L.) Mass., TS, H, Combeynot.
— *frigida* (Sw.) Lynge, H, Combeynot (2500 m).
— *androgyna* (Hoffm.) Arn., H, M, Combeynot (2100 m) (St.).
*Aspicilia verrucosa* (Ach.) Krb., H.
— *caesioalba* (Le Prév.) Hue, RC, RSc, Chaillol.
— *Huffmanni* (Ach.) Flag., RSc, calcaires ± décalcifiés, N 2089, Pont de l'Alpe,...
— *calcarea* (L.) Mudd., RC.
— *candida* (Anzi) Hue = *A. rosacea* Hue, RC, RSc, très répandu.
— *verruculosa* Krmphl. = *A. lobulata* (Anzi) Hue (?), RS, RSc, parois ± verticales.
— *perradiata* (Nyl.) n. c., RSc, paroi verticale de schistes métamorphiques exposée W, Clochettes.
— *rosulata* Krb. = *Lecanora proserpens* Nyl., RS, RSc.
— *mastrucata* (Wg.) Th. Fr., RS, RSc (en général St.).
— *fimbriata* (H. Magn.) n. c., RS, RSc, parois de schistes métamorphiques exposées W, Combeynot (2100 m).
— *intermutans* (Nyl.) Arn., RS.
— *cinerea* (L.) Krb., RS, peu fréquent.
— *depressa* (Ach.) Lojka = *Lecanora excipularis* H. Magn. (?), RS, schistes permiens, Rochilles.
— *alpina* (Smrft.) Arn., RS, très commun.
— *cinereorufescens* (Ach.) Th. Fr., RS.
— *sanguinea* Krmphl., RS.
— *rolleana* Hue, RS, bord de la Guisane, près des tufs.
— *caesiocinerea* (Nyl.) Hue, RS, ± nitrophile.
— *aquatica* Krb., RS, ± aquatique, lit de la Guisane.
— *supertergens* Arn., RS, ± aquatique, lit de la Guisane ; v. *albicans* Arn., RS, + aquatique ou hygrophile, plus commun que le type
— *permutata* (A. Z.) n. c., RSc.
— *flavida* (Hepp) Arn., RSc, dalle de schistes métamorphiques inclinée N, W Gros-Ane.
*Lecanora radiosa* (Hoffm.) Schaer., RC, calcaires ensoleillés, nitrophile.
— *subcircinata* Nyl., RC, comme le précédent, mais plus rare.
— *alphoplaca* (Wg.) Link., RS, RSc, nitrophile.
— *castanea* (Hepp) Th. Fr., H, M, Clochettes (2300 m).
— *rhypariza* Nyl., H, M, Combeynot.
— *badia* (Hoffm.) Ach., RS. ; v. *cinerobadia* Harm., RS, surtout rochers exposés au N.
— *nitens* (Pers.) Ach., RS, parois dures ensoleillées, surtout quartzites.
— *atra* (Huds.) Ach., RS, surtout sommet des rochers ; v. *discolor* (Duby) Schaer., RC, Lautaret.
— *gangaleoides* Nyl., RS, surtout sommet des rochers.
— *cenisia* Ach. (surtout f. *glebulosa* Harm.), RS, parois ombragées.

Source MNHN, Paris

— *chlarotera* Nyl., E, parties ligneuses de *Vaccinium uliginosum* L., Rochenoire (2000 m).
— *carpinea* (L.) Vain. = *L. angulosa* Ach., avec le précédent.
— *rupicola* (L.) A. Z. = *L. sordida* (Pers.) Th. Fr. = *L. glaucoma* (Hoffm.) Ach., RS. ; v. *lecideina* (Schaer.) n. c. = *Lecidea caesio-albescens* (H. Magn.) Vain., RS, surtout parois.
– *umbrosa* Deg. = *L. sorediifera* (Th. Fr.) Räs., RSc, calcaires décalcifiés, N 2089.
– *hypnorum* Wulf. ap. Jacq. = *L. epibryon* Ach., H.
*frustulosa* (Dicks.) Ach., RS, + nitrophile, surtout Chaillol.
— *albescens* (Hoffm.) Flk. = *L. galactina* Ach., R, très nitrophile : rochers, murtiers.
– *dispersa* (Pers.) Röhl., R, nitrophile ; la v. *pruinosa* Anzi, RC.
— *crenulata* (Dicks.) Hook, RC, nitrophile, surtout sur les cargneules du Petit-Galibier.
*Hageni* Ach. v. *coerulescens* (Hag.) Flag., H.
– *umbrina* (Ehrh.) Rohl., L, bois ouvragés du Jardin alpin.
– *mughicola* Nyl., L, pieux de la clôture du Jardin alpin.
– *sarcopis* (Wg.) Rölh., L, avec le précédent.
— *sarcopisioides* (Mass.) Hedl. = *L. melaboloides* Nyl. = *L. metaboliza* Nyl., L, avec le précédent.
– *symmicta* Nyl., L, bois ouvragés du Jardin alpin.
— *varia* (Ehrh.) Ach., L, bois ouvragés du Jardin alpin, bois mort de Conifères.
— *intricata* (Schrad.) Ach., RS, grès du Flysch, N Chaillol.
– *polytropa* (Ehrh.) Rabh., surtout l. *alpigena* (Ach.) Schaer., RS.
— *laatokkaensis* (Ras.) Poelt = *L. degener* Poelt, RS, grès, S Chaillol.
– *albula* (Nyl.) Hue, RC, RSc, S Chaillol.
— *dispersoareolata* (Schaer.) Lamy, RC, RSc, surtout crête de Chaillol.
— *muralis* (Schreb.) Rabh. = *L. saxicola* (Pollich) Ach., RS, nitrophile ; v. *versicolor* (Pers.) Tuck., RC, nitrophile.
— *diffracta* (Poetsch) Ach. = *L. bolcana* (Pollin.) Poelt, RS, nitrophile.
— *caucolor* Ram., RS, parois dures.
— *arbicularis* Schaer., RS, RSc, parois, sans doute forme pathologique du précédent.
— *rubina* (Vill.) Ach., très ornithocoprophile : RS (surtout têtes de rochers), L (sommet des pieux de la clôture du Jardin alpin).
– *melanophthalma* Ram., RS, L, comme le précédent.
– *pellata* (DC.) Stendel, RS, parois ± verticales, très nitrophile.
*Squamarina fragilis* (Scop.) n. c. = *Squamaria gypsacea* (Sm.) Nyl., RC, TC, surtout fentes des rochers.
*Lecania ergsibe* (Ach.) Th. Fr. (?), L, bois ouvragés du Jardin alpin.
*Haematomma ventosum* (L.) Mass., RS, parois ± verticales, exposées.
*Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg., RS, L, M, nitrophile.
— *aurella* (Hoffm.) A. Z. = *C. epixantha* (Lk.) Sandst., RC, ornithocoprophile.
*Parmelia austerodes* Nyl., RS, TS, H, M, Arête des Clochettes (St.).
— *physodes* (L.) Ach., RS, TS, H, M (assez rare), E (Conifères, notamment dans la haute vallée de la Clarée) (St.).
– *tubulosa* (Schaer.) Bitt., E, Conifères, avec le précédent (St.).

Source MNHN, Paris

- *villata* (Ach.) Nyl., E, Conifères, avec les deux précédents (St.)
  v. *alpestris* A. Z., RS, TS, H, M, assez rare (St.).
  *encausta* (Sm.) Ach., RS, têtes rocheuses exposées (souvent St.).
- *furfuracea* (L.) Ach. = *Evernia furfuracea* Mann, RS, TS, H, M (Combe de Laurichard), E (Conifères, notamment dans la haute vallée de la Clarée) (St.).
  *minuscula* (Arn.) Nyl., RS, surtout rochers exposés (peu fréquent)
  *pubescens* (L.) Vain., RS, comme le précédent mais bien plus fréquent.
  *stygia* (L.) Ach., RS, avec le précédent.
- *prolixa* (Ach.) Röhl., RS, peu commun, surtout surfaces horizontales
- *aspidota* (Ach.) Rohl. [= *P. exasperata* (Ach.) DN.] v. *pruinosa* (Parr.) Hillm., E, *Sorbus aucuparia* L., *Larix decidua* Mill., *Juniperus nana* Willd., Pres-Brunet.
  *Koflerae* Poelt, RS, schistes métamorphiques exposés N. Clochette (2300 m) (St.).
- *infumata* Nyl., RS (rochers exposés), L (sommet des pieux du Jardin alpin) (St.).
  *exasperatula* Nyl. = *P. papulosa* (Anzi) Vain., E, *Larix decidua* Mill., Près-Brunet (St.).
- *glomellifera* Nyl., RS, surtout sommet des rochers (souvent St.).
- *sorediata* (Ach.) Röhl., RS, bloc granitique, Valfourche, haute vallée de la Romanche (St.).
  *conspersa* (Ehrh.) Ach., RS, surfaces ± horizontales, le plus souvent près du sol, surtout f. *hypoclysta* (Nyl.) Hillm., la f. *taeniata* Anders et le type plus rares (souvent St.).
- *saxatilis* (L.) Ach., RS, surfaces rocheuses peu inclinées, surtout N Gros-Ane (St.).
- *sulcata* Tayl. = *P. rosaeformis* (Ach.) Röhl., RS (N Gros-Ane avec le précédent), E (Conifères, notamment dans la haute vallée de la Clarée) (St.).
- *omphalodes* (L.) Ach., à peu près uniquement la f. *caesia* (Nyl.) DT. et S., RS, surfaces rocheuses peu inclinées et moussues (St.)

*Cetraria juniperina* (L.) Ach. v. *Tilesii* (Ach.) Th. Fr., T (presque toujours St.).
— *cucullata* (Bell.) Ach., T, H (St.).
— *nivalis* (L.) Ach., T, H (St.).
— *tenuifolia* (Retz.) Howe jr. = *C. crispa* (Ach.) Nyl., T, H (St.)
— *islandica* (L.) Ach., T, H, la f. *platyna* Ach. souvent fertile.
— *hepatizon* (Ach.) Vain., RS, rochers exposés.

*Cornicularia normoerica* (Gunn.) DR. = *Cetraria tristis* (Web.) Fr., RS, rochers exposés.
— *tenuissima* (L.) A. Z. = *Cetraria aculeata* (Ach.) Fr., T.

*Evernia prunastri* (L.) Ach., RS, TS, très rare (St.).

*Letharia divaricata* (L.) Hue, TS, TSc, notamment N Serre-Orel (St.).
— *vulpina* (L.) Hue, E, Conifères, surtout haute vallée de la Clarée (St.).

*Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer., TS, H (St.).

*Alectoria prolixa* (Ach.) Röhl., RS, M, sur Mousses et sur Lichens (St.).
- *chalybaeiformis* (L.) Röhl., RS, M, comme le précédent (St.).
- *bicolor* (Hoffm.) Nyl., RS, M, comme les deux précédents (St.).
  *nigricans* (Ach.) Nyl., TS, H (St.).

Source MNHN, Paris

— *ochroleuca* (Hoffm.), Mass., TS, H (St.).
*Ramalina pollinaria* (Lilj.) Ach., RS, RSc, parois ± verticales exposées N, notamment à Chaillol (St.).
— *polymorpha* (Lilj.) Ach., RS, parfois avec le précédent, mais encore plus rare.
*strepsilis* (Ach.) A. Z. = *R. capitata* (Ach.) Nyl., RS (têtes de rochers exposés), L (sommet des pieux de la clôture du Jardin alpin), très ornithocoprophile (le plus souvent St.).
*Usnea comosa* (Ach.) Vain., E (*Larix decidua* Mill.), L (sommet des pieux de la clôture du Jardin alpin) (St.).
*Protoblastenia immersa* (Web.) Stnr., RC (au-dessous de 2.000 m d'altitude).
— *rupestris* (Scop.) Stnr., RC, surtout parois : le type N 2089 ; la f. *alpina* Arn. : Chaillol.
— *calva* (Dicks.) A. Z., RC, parois, notamment N 2089.
— *incrustans* (DC.) Stnr., RC, parois.
— *terricola* (Anzi) Stnr., TC, Petit-Galibier.
*Fulgensia bracteata* (Hoffm.) Räs., TC, surtout fentes de rochers, notamment à Serre-Orel.
*Caloplaca chalybaea* (Fr.) Müll. Arg., RC, calcaires ensoleillés, Lautaret.
— *variabilis* (Pers.) Müll. Arg., RC.
— *ocellulata* (Ach.) Wedd., RC, N Galibier, près du sol.
— *lecideina* (Müll. Arg.), n. c., RC, surtout exposition N.
— *nigricans* (Tuck.) Lynge = *C. Friesii* H. Magn., H, M, Combeynot.
— *tetraspora* (Nyl.) Oliv., H, débris végétaux (Saxifrages), Clochettes.
— *cinnamomea* (Th. Fr.) Oliv., H, débris végétaux, branchettes sèches.
— *amniospila* (Wg. ap. Ach.) Oliv., L, sommet des pieux de la clôture du Jardin alpin.
— *discoidalis* (Vain.) Lynge, L, bois ouvrages, Jardin alpin.
— *lamprocheila* (DC.) Flag., RS, RSc, rochers = ensoleillés et peu humides à faible densité de végétation.
— *pererocata* (Arn.) Stnr., RC, RSc, comme le précédent mais plus calcicole.
— *atroflava* (Turn.) Mong., RS, petit bloc, Combeynot (2200 m).
— *exsecuta* (Nyl.) DT. et S., RS, paroi verticale, exposée N, d'un gros bloc granitique, Valfourche (haute vallée de la Romanche).
— *epithallina* Lynge, RS, L, P, sur *Lecidea tessellata, Lecanora melanophthalma, L. rubina, Rinodina oreina,...*
— *insularis* Poelt, RC, RSc, P, sur *Aspicilia calcarea, A. candida,...*
— *pyracea* (Ach.) Th. Fr., RS (avec *Xanthoria elegans*), L (bois ouvragés du Jardin alpin).
— *saxifragarum* Poelt = *C. pyracea* f. *microcarpa* (Anzi) DT. et S., H, Saxifrages mortes.
— *Schoeferi* Poelt, H, débris végétaux.
— *tiroliensis* A. Z. = *C. subolivacea* (Th. Fr.) Lynge, H, comme le précédent.
— *stillicidiorum* (Vahl) Lynge, H, comme les deux précédents.
*cerina* (Ehrh.) Th. Fr., E (arbres et arbustes), L (bois ouvragés du Jardin alpin), RS (paroi dure de schistes métamorphiques exposée SW, W Gros-Ane).
— *rhuvina* (Fw.) Sandst., RS, pierres ± humides sur le sol.

Source MNHN, Paris

*lactea* (Mass.) A. Z., RC, rare.
- *Ferrarii* (Bagl.) Jatta (?), RC, nitrophile.
*schistidii* (Anzi) A. Z., RC, M, diverses petites Mousses, en général au soleil.
*aurea* (Schaer.) Jatta, TC, fentes de rochers, S Galibier (rare).
- *Paulii* Poelt, RC, RSc, parois ± verticales.
= *australis* (Arn.) A. Z., RC, ± nitrophile.
*arnoldiana* (Serv. et Czern.) Serv. et Poelt, nitrophile, parois peu ensoleillées.
*anchon-phoeniceon* Poelt et Clz., RS, RSc, P, sur *Aspicilia*.
*cacuminum* Poelt = *Callopisma aurantiacum* v. *microsporum* Arn., RC, nitrophile, anfractuosités de rochers, Serre-Orel.
*subsoluta* (Nyl.) A. Z. (?), RC, dalle calcaire près du sol, N Galibier.
*dolomiticola* (Hue) A. Z. = *C. placidia* (Mass.) Stnr. = *C. velana* (Mass.) DR., RC, ± ornithocoprophile.
= *decipiens* (Arn.) Jatta, RSc, abri sous roche ouvert W, schistes, S Chaillol.
– *murorum* (Hoffm.) Th. Fr., RC, très nitrophile, très abondant à Serre-Orel.
= *biatorina* (Mass.) Stnr. = *Lecanora callopiza* Nyl., RC, rochers exposés, nitrophile.

*Xanthoria* (= *Caloplaca*) *elegans* (Link) Th. Fr., R, L, très nitrophile.
*sorediata* (Vain.) Poelt = *Caloplaca sorediata* DR., R, avec le précédent mais plus rare (St.).
– *candelaria* (L.) Kickx = *X. lychnea* (Ach.) Th. Fr., RS, M (Lautaret, Chaillol), L (sommet des pieux de la clôture du Jardin alpin) (St.).

*Xanthoria polycarpa* (Ehrh.) Oliv., E (*Larix decidua* Müll., Prés-Brunet), L (sommet des pieux de la clôture du Jardin alpin).

*Tetoschistes contortuplicatus* (Ach.) n. c. = *Caloplaca elegans* v. *caespitosa* (Müll. Arg.) A. Z., RC, RSc, anfractuosités dans les parois verticales exposées surtout S et E.

*Buellia coeruleoatra* (Krmplh.) Th. Fr., RSc, schistes calcaires décalcifiés, N 2089.
*spuria* (Schaer.) Anzi, RS, RSc, Clochettes, Chaillol,...
– *geophila* (Smrft.) Lynge, TSc, H, Petit-Galibier.
= *punctata* (Hoffm.) Mass. = *B. myriocarpa* (DC.) DN., L.
– *lauri-cassiae* (Fee) Müll. Arg. = *B. triphragmia* (Nyl.) Arn., H, M (*Vaccinietum*), L (bois ouvrages du Jardin alpin).
*epipolia* (Ach.) Mong., RC, ± nitrophile.

*Leciographa muscigena* (Anzi) Rehm, M, P, sur *Physcia muscigena*, Combeynot.

*Rinodina oreina* (Ach.) Mass., RS, parois verticales dures ; héminitrophile.
*nimbosa* (Fr.) Th. Fr., T, H, type et f. *pruinosa* (Bagl. et C.) H. Magn.
*nuiarae* (Ach.) Krh., H, type et v. *cinnamomea* Th. Fr.
*turfacea* (Ach.) Th. Fr., H.
*archaeoides* H. Magn., H, Combeynot.
*archaea* (Ach.) Vain. em. Malme, L, sommet des pieux de la clôture du Jardin alpin.
*mitrula* (Wg.) Th. Fr., RS, = nitrophile.
= *castaneomela* (Nyl.) Arn., RC, E Serre-Orel.
*calcarea* (Hepp) Arn., RC, ± nitrophile, surfaces horizontales.

Source MNHN, Paris

*ocellata* (Hoffm.) Arn. — *R. lecanorina* Mass., RC, comme le précédent
*Bischoffii* Krh., RC, ± nitrophile.
*Physcia stellaris* (L.) Nyl., E (*Larix decidua* Mill., *Sorbus aucuparia* L.), L (sommet des pieux de la clôture du Jardin alpin).
— *caesia* (Hoffm.) Hepp, R, M, très nitrophile (presque toujours St.).
*Vainioi* Räs. = *P. caesiella* (B. de Lesd.) Suza, RS, très nitrophile (St.).
*teretiuscula* (Ach.) Lynge, RS, surfaces + horizontales, rare (St.).
— *tenella* (Scop.) DC. incl. *P. ascendens* Bitter, R, surtout schistes, Chaillol (St.).
*dubia* (Hoffm.) Lett., R, M, nitrophile (assez souvent St.).
— *muscigena* (Wg.) Vain., M (presque toujours St.).
*sciastra* (Ach.) DR., R, très nitrophile, avec *Xanthoria elegans* (St.).
v. *muscicola* (Schaer.) Frey, M, avec le type au sommet d'un bloc granitique à Valfourche (haute vallée de la Romanche) (St.).
*lithotodes* Nyl., RS, paroi dure de schistes métamorphiques exposée SW, W Gros-Ane.
*Anaptychia stippaea* (Ach.) Nadv., H, M, Clochettes (St.).
— *ciliaris* (L.) Krh., RS, TS, H, M, crêtes rocheuses, surtout aux Clochettes (St.).

## Table alphabétique des genres


Acarospora . . . . . 389
Alectoria . . . . . 392
Anaptychia . . . . . 395
Arthonia . . . . . 385
Aspicilia . . . . . 390

Bacidia . . . . . 388
Bilimbia . . . . . 388
Buellia . . . . . 394

Caloplaca . . . . . 393
Candelariella . . . . . 391
Catillaria . . . . . 388
Cetraria . . . . . 392
Cladonia . . . . . 388
Coenogonium . . . . . 386
Collema . . . . . 386
Cornicularia . . . . . 392
Crocynia . . . . . 386
Cyphelium . . . . . 385

Dermatocarpon . . . . . 385
Diploschistes . . . . . 385

Evernia . . . . . 392

Fulgensia . . . . . 393

Glypholecia . . . . . 389
Gyalecta . . . . . 385

Haematomma . . . . . 391

Lecania . . . . . 391
Lecanora . . . . . 390
Lecidea . . . . . 386
Ligographa . . . . . 391
Leptogium . . . . . 386
Lethagia . . . . . 392
Lobaria . . . . . 386

Nephroma . . . . . 386

Ochrolechia . . . . . 390

Pannaria . . . . . 386
Parmelia . . . . . 391
Parmeliella . . . . . 386
Peltigera . . . . . 386
Pertusaria . . . . . 389
Physcia . . . . . 395
Polyblastia . . . . . 385

Protoblastenia . . . . . 393
Psora . . . . . 387
Psoroma . . . . . 386


Source MNHN, Paris

RAMALINA . . . . . 393
RHIZOCARPON . . . . . 388
RINODINA . . . . . 394

SARCOGYNE . . . . . 389
SOLORINA . . . . . 386
SPHAEROPHORUS . . . . . 385
SPORASTATIA . . . . . 389
SQUAMARINA . . . . . 391
STAUROTHELE . . . . . 385
STEREOCAULON . . . . . 388

TELOSCHISTES . . . . . 391
THAMNOLIA . . . . . 392
THELIDIUM . . . . . 385
THELOCARPON . . . . . 389
THELOPSIS . . . . . 000
TONINIA . . . . . 387

UMBILICARIA . . . . . 388
USNEA . . . . . 393

VARICELLARIA . . . . . 389
VERRUCARIA . . . . . 385

XANTHORIA . . . . . 394

## RESUMO

En la studita regiono (Lantaret-Galibier) estas multegaj k. variegaj Likenoj pri la tre granda diverseco de la medhaj kondichoj.

### I. Surshtonaj Likenaroj

A. NESPERKALKAJ LIKENAROJ.

1º Sur la nekalkaj shtonsuproj vizitataj de la birdoj tuvighas du tipoj de Likenaroj:

*a*) Tre nitrofila (nitroshatanta) Likenaro preskau ekskluzive konsistanta el *Xanthoria elegans* (tre markhava *Caloplacetum elegantis*).

*b*) Asocioj vershajne devenaj de *Aspicilietum cinereae*:

1) ne tre nitrofilaj: *Umbilicarietum cylindricae* k., pli malofte, *Parmelietum conspersae*.

2) tre nitrofilaj aŭ pli gluste tre ornitokoprofilaj (birdkutoshatantaj) Likenaroj: speciala fariĝo (sorto), kiu tre abunda *Lecanora marmlis*, de *Aspicilietum cinereae*; *Physcietum dubiae* k. *Ramalinetum strepsilis*, tiu-ĉi ofte kunstitigata preskaŭ nur de *Lecanora rubina* k. *Lecanora melanophthalma*.

2º Che la + vertikalaj shtonvandoj (la plej likenoricha substrato el ĉiuj, kiujn ni studadis), la asocioj, preripe dependaj de la humo k. de la nitrabundo, povas tuĵ esti klasigataj:

*a*) unu skiafila (ombroshatanta) k. higrofila (malsekoshatanta) asocio: *Caenommio-Racodietum rupestre* kun nur *Cheiragonium nigrum*.

*b*) kvin ofte miksataj asocioj ne (aŭ ne tre) nitrofilaj k. ne tre koniofobaj (polvaĵo malshatantaj):

1) ne tre fotofilaj (lumshatantaj): *Rhizocarpetum alpicolae*, *Biatorelletum cinereae*, k. *Pertusarietum corallinae*.

2) ± indiferentaj kontraŭ lumo: *Psoretum conglomeratae*.

3) fotofila: *Buellietum testudineae*.

*c*) du koniofobaj k. ne (aŭ ne tre) nitrofilaj asocioj: *Acarosporetum chlorophanae* k. *Umbilicarietum microphyllae*.

*d*) du fotofilaj k. hemnitrofilaj (humo-nitroshatantaj) asocioj: *Rhizocarpetum geographici*, koniofila (pulvoshatanta), k. *Umbilicarietum cylindricae*, koniofoba: k. kunrilata kun tiu-ĉi unu ne nitrofila asocio: *Umbilicarietum cinereorufescentis*.

*e*) unu nitrofila k. ne tre lotofila asocio: *Ramalinetum pollinariae*, apud (sed ne tre ofte) *Ramalinetum strepsilis*.

Source MNHN, Paris

*f*) nur tre nitrofila k. kontraŭ humo indiferenta unsorio, *Caloplacetum elegantis* eĥiam ankoraŭ tre manifestava.

3° Sur la ŝtonsurlaĉoj estas malfacile ekzakte distingeblaj asocioj, ĉar ili ofte estas tre manifestaj k. miksitaj.

*a*) En kiaj aĵa rilate al smvarmigo situacioj nur povas trovi *Aspicilietum cinereae* k. pli malofte *Buellietum spuriae* = manifestava. Apud la tero kreskas *Umbilicarietum deustae* k. sur la feroksitoriĉaj ŝtonsurlaroj *Acarosporetum sinopicae.*

*b*) En la ne tre sunaj lokoj oni precipe observas, krom speciaĵo de *Lecideetum crustulatae*, *Lecideetum soredizae*, *Rhizocarpetum alpicolae*, *Buellerelletum cinereae*, *Pertusarietum corallinae*, ankaŭ tipaĵo de pli evoluinta Likenaro: *Parmelietum amphalodis.*

*c*) Sur la tre sunaj lokoj la plej klare distingigha aspekto estas *Umbilicarietum cylindricae*, sed oni povas ankaŭ vidi speciaĵo de *Buellerelletum testudineae* k. de *Parmelietum conspersae.*

4° Sur ŝtonoj konstante aŭ spurade subakvigataj estas nekompleta *Stauro-theletum fissae.*

B. Surkalkaj Likenaroj.

1° Sur la kalkaj ŝtonsupraĵoj vizitataj de la birdoj estas ankoraŭ precipe aroj de *Xanthoria elegans* (tre manifestava *Caloplacetum elegantis*). Tamen sur la malgrandaj ŝtonhelpoj kreskas tre malbelaj vegetajhoj precipe konsistanta el speciaĵo de *Calicietum murorum.*

2° Sur la aliaj ŝtonsurfacoj estas plejofte ne (aŭ ne tre) nitrofilaj Likenoj apartenantaj plejparte al *Aspicilietum calcareae*, *Lecideetum jurinae*, *Caloplacetum variabilis*, *Acarosporetum glaucocarpae.* Tamen ĉie la vertikalaj, sekaj k. ne tre sunaj ŝtonvandoj precipe trovighas *Tonninietum candidae*; ĉie la malsekaj vandoj, oni kelkaj *Collemaceae*: ĉie la superpendlajhoj, *Collema rupestre* k. *Diplosehistes albissimus*; k. en la nitrateĉaj lokoj, specoj de *Calicietum murorum* k. de *Caloplacetum cacuminalis.* Fine estas interesse rimarkigi la abundecon, ĉie la sunaj ŝtonvandoj, de du Likenoj ĝenerale konsideratuj kiel tre malofta: *Glypholecia scabra* k. *Teloschistes contortuplicatus*

## II. Surteraj, surhumaj k. surmuskaj Likenaroj.

Ili precipe konsistas el specoj de:

A. *Fulgensietum alpinum* sur malkalkaj terraj (granulo aŭ ŝtonfendaj).

B. *Psoretum demissae*, *Cladonietum mitis* k. *Thamnolietum vermicularis* sur nekalkaj grundaj kun + abunda humo k. plantaj restajhoj en la *Vaccinietum*. *Thamnolietum* okupanta la plej malebenajn partojn de tiu-ĉi.

C. *Aspicilietum verrucosae* sur la plantaj restajhoj k. la mortintaj aŭ mortantaj Muskoj, kie ankaŭ kreskas, inter aliaj, kelkaj *Caloplaca* tre karakterizaj de la alpaj regionoj (*Caloplaca elenkinomen*, *C. saxifragarum*, k. t. p.).

## III. Sursheloj k. surlignaj Likenaroj.

A. La sursheloj Likenoj, kiuj, tre malmultaj, estas stimulitaj semetale estas speciaĵo de *Physcietum aseendentis* k. *Letharietum vulpinae.*

B. Kvankam la surlignaĵo Likenoĵo, ni precipe faris tiujn kiel ebla plej kompletan de tiuj, kiuj kreskas sur la prihumitaj lignoj de la « Station alpine du Lautaret », k. ni konstatis la ekzistadon, ne nur de surlignaj specoj plejparte de *Evernietum symmictae*, sed ankaŭ de sursheloj specoj de *Physcietum ascendentis* k. *Letharietum vulpinae*, k. eĉ de surshtonaj specoj de *Ramalinetum strepsilis.*

Source MNHN, Paris

## Bibliographie


Abbayes (H. des). Révision monographique des *Cladonia* du sous-genre *Cladina* (*Bull. Soc. Sc. Bretagne*, **XVI**, fasc. hors série n° 2, Rennes, 1939).
Traité de Lichénologie (P. Lechevalier, Paris, 1951).

Anders (J.). Die Strauch- und Laubflechten Mitteleuropas (G. Fischer Jena, 1928).

Boistel (A.). Nouvelle flore des Lichens, 1re et 2e parties (Paul Dupont, Paris, 1900).

Bouly de Lesdain (Dr M.). Recherches sur les Lichens des environs de Dunkerque (Thèse, Fac. Sc. Paris, 1910).

Chaix (G.), Lavagne (A.), Molinier (Roger), Pons (A.). Carte des groupements végétaux du Lautaret et du versant Sud du Grand-Galibier (C.N.R.S., Paris, 1954).

Chodat (M.). Catalogue des Lichens de la Région lyonnaise (*Bull. Soc. Inv. Lyon*, 1949-1953).

Clauzade (G.) et Rondon (Y.). Observations sur la végétation lichenique aux environs de St-Didier-d'Allier (Haute-Loire) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **XIII** et **XV**, 1953, 1955).

Flagey (C.). Flore des Lichens de Franche-Comté (*Mém. Soc. émul. Doubs*, Besançon, 1883-1909).

Frey (E.). Die Flechtengesellschaften der Alpen (*Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rubel*, f. d. J. 1932, Zurich, 1933).
Die Flechtenflora und-Vegetation des Nationalparks in Unterengadin (Druck Lindin A. G., Liestal, 1952).

Frey (E.) et Ochsner (F.). Contribution à la connaissance de la végétation lichénique et muscicole, *in* Études phytosociologiques en Auvergne, par J. Braun-Blanquet et Collaborateurs (*Arvernia*, fasc. 2, Clermont-Ferrand, 1926).

Harmand (Abbé J.). Lichens de France, I-IV (Léon Lhomme, Paris, 1905-1913).

Hue (Abbé A.). Addenda nova ad Lichenographiam europaeam exposuit in Flora ratisbonensis Dr. W. Nylander ; in ordine vero systematico disposuit Hue A. (*Revue de Bot.*, Paris, 1886).

Jatta (A.). — Flora italica cryptogama. Pars III : Lichenes (*Soc. bot. it.* Rocca S. Casciano, 1909-1911).

Klement (O.). — Prodromus der mitteleuropaischen Flechtengesellschaften (*Feddes Repertorium*, Beiheft 135, Berlin, 1955).

Kofler (Mme L.). — Remarques sur les stations et le comportement de deux Lichens du genre *Lethariu* Hue, dans les Alpes du Dauphiné (70e Congrès Soc. sav., 1952).
Les Lichens des étages alpin et nival (Étude botanique de l'étage alpin, publiée à l'occasion du 8e Congrès international de Botanique, par le Comité scientifique du Club alpin français et le Comité exécutif du Congrès, 1954).

Lettau (G.). Flechten aus Mitteleuropa : IX, X, XI, XII bearb. von Grummann (V. J.) (*Feddes Repertorium*, Berlin, 1954-1957).

Lindau (G.). Kryptogamenflora für Anfänger : Die Flechten (J. Springer, Berlin, 1923).

Maas Geesteranus (R. A.). — Revision of the Lichens of the Netherlands. *Physciaceae* (*Blumea*, vol. II, n° 1, Leiden, 1952).

Magnusson (A. H.). A monograph of the genus *Acarospora* (*K. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, Ser. 3, Bd. 7, n° 4, Stockholm, 1929).
Studien über einige Arten der *Lecidea armeniaca*- und *elata* Gruppe (*Medd. Göteborgs. bot. trädg.*, VI, Goteborg, 1931).
Additional Notes on *Acarosporaceae* (*Medd. Göteborgs, bot. trägd.*, XII, Göteborg, 1937).


Source MNHN, Paris

— Studies in species of *Lecanora* mainly of the *Aspicilia gibbosa* Group (*K. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, ser. 3, Bd. 17, n° 5, Stockholm, 1939).

— Studies in the *ferruginea*-Group of the genus *Caloplaca* (*Göteborgs K. Vet.-of. Vitt. Samh. Handl.* f. 6, ser. B, Bd. 3, n° 1, Goteborg, 1944).

— A Key to Hue's *Aspicilia* (*Rev. Bryol. et Lich.*, **XIII**, Paris, 1944).

Contribution to the Taxonomy of the *Lecidea goniophila* Group. (*Medd. Göteborgs bot. trägd.*, **XVI**, Gotehorg, 1945).

Studies in non saxicolous species of *Rinodina*, mainly from Europe and Siberia (*Meddl. Göteborgs bot. tragd.*, **XVII**, Goteborg, 1947).

— On some species of *Blastenia* and *Caloplaca* with black apotheria (*Bot. Not.*, 1950, Häft. 3, Lund 1950).

— Key to the species of *Lecidea* in Scandinavia and Finland (*Svensk bot Tidskr.* Bd. **46**, H. 2-3-4, Uppsala, 1952).

— Lichens from Torne Lappmark (*K. Svenska Vet.-Akad.*, Ser. 2, Bd. **2**, Stockholm, 1952).

Nylander (W.). — Circa Lichenes Armoricae et Alpium Delphinatus (*Act. Soc. Sc. Fenn.*, **VII**, Helsingfors, 1863).

Poelt (J.). — Mitteleuropaische Flechten, I, II, III, IV, V (*Mitt. bot. Staatss.*, Heft. 6-8-12-16-17-18, Munchen, 1953-1955, 1957).

Die gelappten Arten der Flechten gattung *Caloplaca* in Europa (*Mitt. bot. Staatss.*, Heft 11, München, 1954).

— Flechten der Schwarzen Wand in der Groszarl (*Verhandl. Zoo-bot. Gesell.*, Wien, Bd. **95**, 1955).

Die Gipfelvegetation und flora des Wettersteingebirges (*Feddes Repertorium*, Bd. **58**, Heft. 1-3, Berlin, 1955).

Ueber parasitische Flechten II (*Planta*, Bd. **51**, Berlin, 1958).

— Die lobaten Arten der Flechtengattung *Lecanora* Ach. *sensu ampl.* in der Holarktis (*Mitt. bot. Staatss*, Heft. 19-20, München, 1958).

Poelt (J.) und Doppelbaur (H.). — Ueber parasitische Flechten (*Planta*, Bd. **46**, Berlin, 1956).

Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, IX. Bd.: Die Flechten, Leipzig, 1931-1940.

Runemark (H.). — Studies in *Rhizocarpon* (I, II) (*Op. bot. a Soc. bot. Lund. in suppl. ser. Bot. Not. edit.*, **2** : 1 et 2, Lund, 1956).

Smith (A. L.). — A Monograph of the British Lichens. Part II (British Museum, London, 1926).

Tavares (C. N.). — Notes lichénologiques, VIII (*Rev. Fac. ciênc. Lisboa*, sér. 2, C, **III**, fasc. 2, Lisboa, 1954).

Vainio (E. A.) et Lynge (B.). — Lichenographia fennica IV : *Lecideales* II (*Act. Soc. p. faun. et flor. fenn.*, **57**, n° 2, Helsingfors, 1934).

Zahlbrückner (A.). — Catalogus Lichenum universalis (I-X. Leipzig, 1922, 1940).



Source MNHN, Paris

# NÉCROLOGIE

## Professeur István Györffy (1880-1959)

par A. Boros (Budapest)

Le 16 avril 1959, le bryologue hongrois Istvan (Étienne) Györffy professeur Emeritus à l'Université de Cluj puis à l'Université de Szeged est décédé à l'âge de 79 ans. Sa vie entière fut consacrée à l'étude des Mousses. Depuis la publication de sa première note bryologique (1903) et durant 56 ans, ses travaux ont enrichi nos connaissances sur les Mousses. Son premier maître dans l'étude des Mousses, l'excellent bryologue Marton (Martin) Péterfi, fut aussi son collaborateur. Leur coopération qui dura 5 ans fut la période des plus beaux succès pour la Bryologie hongroise. De cette coopération résulta la publication « Bryophyta regni Hungariae exsiccata » dont le premier tome contenant les numéros 1 à 50 parut avant la première guerre mondiale (1915). Malheureusement la date de parution des tomes 2-3 (*Sphagnum*) contenant 100 numéros coïncida avec l'annexion de la Transylvanie à la Roumanie et, par suite, ces tomes ne furent jamais distribués ; les pays étrangers ne purent donc en prendre connaissance et la publication cessa définitivement.

La destinée de l'Exsiccatum n'est donc que le reflet du caractère tragique de toute la vie de Györffy. Les graves changements politiques survenus en Hongrie, les deux guerres mondiales, les fluctuations répétées de nos frontières ont empêché Györffy de réaliser un grand nombre de ses projets et de terminer les travaux entrepris. Lorsque, en 1919, l'Université dut quitter Cluj (Kolozsvar ou Klausenburg) sa collaboration avec Péterfi se trouva interrompue. Ainsi le professeur Györffy resta seul avec son travail bryologique. Il dut aussi abandonner l'espoir de trouver un collaborateur en Bryologie parmi ses cinq enfants car ceux-ci, ainsi que sa femme Irma Greisiger, préféraient d'autres domaines de la botanique.

En 1916, il commença l'édition des « Botanikai Muzeumi Füzetek » (Botanische Museumhefte). Après 3 années, la parution de ce journal cessa car Györffy fut forcé de quitter Kolozsvar. Établi à Szeged,

Source MNHN, Paris

Professeur István Györffy
(1880-1959)

Source MNHN, Paris

il fonda un nouveau journal « Folia cryptogamica » qu'il continua à Kolozsvar après son retour temporaire dans cette ville. Ce journal, après deux décades, devint l'organe central de la recherche cryptogamique en Hongrie. Après la deuxième séparation de Kolozsvar de la Hongrie, cette publication dut disparaître.

Istvan Györffy, fils de Gyula (Jules) Györffy et de sa femme née Maria Sütö, naquit le 19 décembre 1880 à Hidasnémeti (Hongrie). Déjà, alors qu'il était encore écolier, la Botanique l'attirait et, pendant ses années d'études universitaires, il acquit, comme étudiant puis comme assistant de Aladar Richter et du fameux Vince Borbas des connaissances profondes. Lorsqu'il quitta ses fonctions d'assistant à l'Université, il fut nommé professeur de Lycée à Mako ; dans cette ville, il se trouva en présence des problèmes de la Grande plaine et écrivit son œuvre très remarquable sur les Mousses des environs de Mako. Les années suivantes, habitant la ville de Lőcse, il devint alpiniste et admirateur de la chaîne des Tâtra. Les Mousses de ces montagnes demeurent, pour le reste de sa vie, son sujet préféré. Pendant ses années d'études et celles où il fut assistant de Aladar Richter, il orienta ses travaux vers l'anatomie des plantes, plus spécialement vers l'anatomie des Mousses. Il acquit une véritable maîtrise dans la technique et le dessin microscopique, concernant surtout l'anatomie des Mousses. Ses dessins ajoutèrent de la valeur aux grandes monographies de Loske « Die Laubmoose Europas », Iconographia bryologica universalis, ainsi qu'à plusieurs œuvres de Brotherus. Il apporta tous ses soins aux relations internationales, à la correspondance et à l'échange de littérature, et participa à l'enrichissement de différentes collections d'Exsiccata (Crypt. Exsic. : Musci Eur. Exsic.).

En 1913, il fut habilité à l'Université de Kolozsvar où il devint, l'année suivante, professeur. Après l'annexion de la Transylvanie à la Roumanie, l'Université de Kolozsvar fut transférée à Szeged. Là, il fonda un nouvel Institut, un jardin botanique, le journal « Folia Cryptogamica » et lança les recherches cryptogamiques. En 1940, temporairement de retour à Kolozsvar, il fut chargé d'organiser un nouvel Institut. Il continua l'édition de « Folia Cryptogamica ». Malheureusement, les événements tragiques de la guerre, cette fois encore, interrompirent son travail, causant des pertes irréparables dans sa collection et sa bibliothèque. A la fin de la guerre, il se réfugia à Salzburg où il travailla au Musée national mais il dut bientôt quitter son service. Il vécut quelques années dans les montagnes de la Mâtra puis à Gyula et trouva enfin, après la mort de sa femme, dans la maison de son fils, à Csakvar, un refuge plus tranquille.

Pendant son séjour en Transylvanie, nombre de notes relatives à la flore de ce pays furent publiées.

Durant toute la vie de I. Györffy, les circonstances heureuses et tragiques se suivirent. Il fit ses études sous la direction de professeurs éminents, devint très jeune (à l'âge de 34 ans) directeur-professeur d'un Institut universitaire bien équipé, chose très importante puisqu'il n'y avait, à cette époque, en Hongrie, que 4 chaires de Botanique. Mais la chance l'abandonna. Il fut forcé, en 1919, de quitter son Institut, privé de tout son matériel. Il put alors organiser un nouvel Institut à Szeged. En 1940, il saisit l'occasion de retourner à Kolozsvar, sa ville bien-aimée,

Source MNHN, Paris

mais les événements tournèrent définitivement au tragique. Fuyant son pays, en 1944, pour échapper à la guerre, il ne put retrouver une situation digne de ses capacités.

Tous ces tragiques événements furent un obstacle à l'achèvement des nombreux travaux qu'il était capable de réaliser. Outre plusieurs publications sur les espèces du genre *Molendoa*, ses recherches sur *Oxymitra paleacea*, *Bucegia romanica*, *Archidium phascoides*, *Amphidium lapponicum*, *Pterigoneurum pusillum*, les *Physcomitriella* et *Physcomitrium*, les *Plagiobryum*, *Aulacomnium turgidum*, *Philonotis schliephackei*, *Fontinalis hypnoides*, les *Buxbaumia* et *Catharinea haussknechtii* sont particulièrement remarquables.

Durant la deuxième période de sa vie, son intérêt se tourna de plus en plus vers les phenomènes tératologiques et ses efforts se concentrèrent sur la tératologie des Mousses. Il commença une collection très riche de matériaux pour son œuvre « Handbuch der Moosteratologie » (Atlas bryoteratologicus). Il fit plus de 10.000 dessins, mais la guerre empêcha l'achèvement de cette œuvre. Heureusement, le manuscrit et les dessins ont été retrouvés intacts dans son héritage. De nombreux résultats partiels de son travail tératologique ont été publiés dans différents journaux. Dans le domaine de la Tératologie des Mousses, il comptait parmi les autorités de premier ordre. Il fut élu Membre correspondant de l'Académie hongroise des Sciences.

Pendant beaucoup d'années il s'occupa d'une monographie du genre *Molendoa* dont il était l'un des meilleurs connaisseurs. On trouve quelques-uns de ses résultats dans les études d'autres Bryologues : Amann et Meylan, Thériot, Brotherus. Privé de ses matériaux et de sa bibliothèque bryologique indispensables pour ce travail de systématique, Györffy dut remettre à plus tard l'achèvement de son ouvrage, mais la mort vint interrompre ses projets. Les études tératologiques, par contre, n'exigeaient pas une bibliothèque aussi importante et il collectionnait lui-même les matériaux avec une persévérance extraordinaire. Ainsi, il enrichit remarquablement son matériel d'études mais n'eut pas la possibilité de réaliser ses autres plans.

La vie de I. Györffy présente une triste analogie avec celle de plusieurs autres scientifiques hongrois. De toutes ses connaissances, de ses capacités, de son enthousiasme et de son infatigabilité ne résultent que des œuvres partielles, de nombreuses notes, plusieurs centaines de dessins, mais les grandes œuvres, la Monographie des *Molendoa*, la Bryologie hongroise, ne purent être achevées par manque de temps, de paix et de bonnes conditions de travail.

Le temps passa, il vieillit, les maladies vinrent, ses forces l'abandonnèrent, enfin le crayon tomba de ses mains, ce crayon utilisé pour écrire et dessiner des chefs-d'œuvres d'anatomie et de tératologie bryologique.

Sa dépouille mortelle fut inhumée le 19 avril 1959 à Csakvar où il vécut ses dernières années chez l'un de ses fils. Ses amis, accablés de tristesse, quittèrent le cimetière avec la seule consolation que les pays étrangers lui ont rendu hommage pour son travail bryologique.

Source MNHN, Paris

## Travaux bryologiques du Prof. I. Györffy

*Abréviations*

ABiol : Acta Biologica (Szeged).
AL : Acta litterarum ac scientiarum (Szeged).
APk : Archiv für Protistenkunde.
ASBP : Acta Societatis Botanicarum Poloniae.
BCnj : Buletinul de informatii al Gradini Botanice si al Muzeului Botanic de la Univers. din Cluj.
BG : Biologia Generalis.
BK : Botanikai Közlemények (Budapest).
BMF : Botanikai Muzeumi Füzetek (Kolozsvár).
Bryol : The Bryologist.
EM : Erdélyi Muzeum (Kolozsvár).
FC : Folia Cryptogamica (Szeged, Kolozsvár).
FK : Földtani Közlony (Budapest).
H : Hedwigia.
MBL : Magyar Botanikai Lapok (Budapest).
MFüz : Muzeumi Füzetek (Kolozsvár).
MKÉ : Magyarországi Kárpátegyesület Évkönyve.
MTÉ : Matematikai és Természettudományi Értesito (Budapest).
NGBI : Nuovo Giornale Botanico Italiano.
NK : Növénytani Közlemények (Budapest).
ÖBZ : Österreichische Botanische Zeitschrift (Wien).
PTtOE : Pozsonyi Természettudományi és Orvosi Egylet Közleményei (Pozsony, Bratislava).
RBry : Revue Bryologique et Lichénologique (Paris).
RGB : Revue Générale de Botanique.
TtKP : Pótfüzetek a Természettudományi Közlonyhoz (Budapest).
VIVL : Verhandlungen der Intrnat. Vereinigung fur angewandte und theoretische Limnologie.
VSz : Vasi Szemle (Szombathely).

Vier neue Standorte seltenerer Pflanzen in Siebenbürgen. MBL 2. 1903 : 97.

Bryologische Notizen. MBL 2. 1903 : 146-150.

Bryologische Notiz. MBL 2. 1903 : 301-302.

Bryologische Daten zur Kenntniss des Florengebietes von Siebenbürgen. MBL 3. 1904 : 118-132.

Ueber das Vorkommen der *Buxbaumia* Hall. in Ungarn. MBL 3. 1904 : 250-254.

Ueber einen neuen Fundort von *Hymenostylium curvirostre* var. *scabrum* in Ungarn, sowie über die Anatomie dieses Mooses. NK 4. 1905 : 95-100, (59)-(61).

*Hypnum arcuatum* Ldb., *Plagiopus oederi* (Gunn.) Brid., *Pterygoneurum cavifolium* (Ehrh.) Jur. MBL 4. 1905 : 339-340.

Bryologische Beiträge zur Flora der Hohen Tátra. I. MBL 4. 1905, 271 280.

*Sphyridium byssoides* (L.) Th. Fr. *β. carneum* Flk. MBL 4. 1905 : 280-281.

*Grimmia leucophaea* Grev. var. *latifolia* Limpr. H. 45. 1905 : 16-21.

Ueber das Vorkommen von *Acaulon triquetrum* (Spruce) C. Müll. in Ungarn. NK. 5. 1906 : 22-27, (7), 169.

Bemerkungen über die spezifische Eigenart von *Polytrichum ohioense* und *P. decipiens*. NK 5. 1906 : 86, (20).

Der anatomische Bau von *Pterygoneurum cavifolium*. NK 5. 1906 : 135-145, (31)-(32).

Ueber das Vorkommen der *Catharinaea Haussknechtii* (Jur. et Milde) Broth. in der Gegend von Debrecen. MBL 5. 1906 : 33-36.

*Sphyridium byssoides* (L.) Th. Fr. *rupestre* (Pers.). MBL 5. 1903 : 37-39.

*Plagiobryum demissum* (H. et H.) Lindb. efrt. in der Tátra. MBL 5. 1906 : 153.

*Polytrichum piliferum* Schreb. var. *Hoppei* (Hornsch.) Rabh. = *Catharinaea Haussknechtii* (Jur. et Milde) Broth. efrt. — *Neckera Besseri* (Lob.) Jur. var.

Source MNHN, Paris

*rotundifolia* (Hartm.) Molendo st. — *Anomodon attenuatus* (Schreb.) Huben. forma : *integer* mihi, cfrt. *Fissidens decipiens* De Not. st. — *Hylocomium splendens* (Dill., Hedw.) Bryol. eur. cft. MBL 5. 1906 : 228-231.

Ueber die Entdeckung des *Amphidium lapponicum* (Hedw.) Schimp. cfrt. in der Hohen Tátra. MBL 5. 1906 : 258-286.

Ueber das Vorkommen der *Molendoa Hornschuchiana* (Funck.) Lindb. in Ungarn MBL 5. 1906 : 302 303, 6. 1907 : 311.

*Neckera complanata* (L.) Huebener var. *longifolia* Schimp. MBL 5. 1906 : 302-203.

*Catharinaea undulata* Web. et Mohr var. *polycarpa* Jaapp. MBL 5. 1906 : 304.

Beitrage zur Kenntnis der in der Umgebung von Mako vorkommenden Moose, mit Berucksichtigung der anatomischen Verhältnsse einiger Arten. MBL 5. 1906 : 326-372.

Bryologische Beiträge zur Flora der Hohen Tátra. II-III. MBL 5. 1906 : 18-31, 203-218.

Enumeratio muscorum frondosorum hepaticarumque circa Posonium crescentium. PTtOE 18 (27). 1906 (1908) : 1-33.

*Rhacomitrium canescens* (Weis, Timm.) Brid. var. *epilosum* H. Müll. cfrt. MBL 6. 1907 : 178-180.

Beitrage zur Kenntnis der Flora des Bales Stuósz. MBL 6. 1907 : 177-178

Bryologische Beitrage zur Flora der Hohen Tátra. LV V. H 46. 1907 : 262-264, MBL 6. 1907 : 17-47.

Ueber die vergleichenden anatomischen Verhältnissen von *Physcomitrella patens* (Hedw.) Br. et Sch., *Physcomitrium sphaericum* (Ludw.) Brid. und *Physcomitrella Hampei* Limpr. H 47. 1907 : 1-59.

Additamenta ad floram bryologicam Hungariae septentrionalis. RBry 35 1908 : 38-40.

II. Additamenta ad floram bryologicam Hungariae. RBry 35. 1908 : 97-98.

*Dicranum Sendtneri* Limpr. in der Flora Ungarns. NK 7. 1908 : 5-12, (6)-(7)

Nachtrag zur Moosflora von Makó. MBL 7. 1908 : 248-250.

Ueber neuere Standorte von *Coscinodon cribrosus* (Hedw.) Spruce in Siebenbürgen. MBL 7. 1908 : 133-140.

Bryologische Beiträge zur Flora der Hohen Tátra. VI-VII. MBL 7. 1908 : 61-74, 140-171.

*Dicranum scoparium* (L.) Hedw. var. *nigrescens* Gyorffy. MBL 8. 1909 : 336-337.

Additamenta ad floram bryologicam Hungariae. MBL 8. 1909 : 51-53.

Einige bisher unbekannte Fälle der Polykarpophorie bei Laubmoosen. MBL 8. 1909 : 40-47.

Bryolologische Beitrage zur Flora der Hohen Tátra. VIII. MBL 8. 1909 : 222-238.

Bryologische Seltheiten. I-II. H 49. 1910 : 101-105.

Bryologische Beitrage zur Flora der Hohen Tátra. IX. MBL 9. 1910 : 360-374.

Ueber *Pohlia carnea* (L.) Lidb. fil. aus Siebenbürgen. MBL 9. 1910 : 111-126

Ueber die neueren Standorte von *Molendoa Sendtneriana* (Bryol. eur.) Limpr. MBL 9. 1910 : 194-198.

Novitas bryologica. Bryol. 14. 1911 : 41-43.

Bryologische Seltenheiten. III. H 50. 1911 : 287-293.

Kurze Notiz über *Alloniella cryphaeoides* Broth. Oefversigt Finska Vetenk. Soc. Forh. 53. 1910-1911 : 1-4.

III. Additamenta ad floram bryologicam Hungariae septentrionalis. RBry 38. 1911 : 20.

Einge Worte uber zwei Moose von Simonkai. BK 10. 1911 : 17-22, (3)-(5).

*Splachnum ampullaceum* L. MBL 10. 1911 : 345, 11. 1912 : 225.

Enumeratio muscorum a Gy. E. Nyárády in Hungaria, Bosnia etc. alibique collectorum. MBL 10. 1911 : 333-343.

*Plagiobryum demissum* (H. et H.) Lindb. cfrt. MBL 10. 1911 : 246-247.

Source MNHN, Paris

*Amphidium lapponicum* (Hedw.) Schpr. cfrt. MBL 10. 1911 : 247-248.

Ueber die Entdeckung des *Orthotrichum perforatum* Limpr. in der Hohen Tâtra. MBL 10. 1911 : 83-84.

*Dicranum groenlandicum* Brid. in der Hohen Tâtra. MBL 10. 1911 : 84-85.

*Dialytrichia Brebissoni* (Brid.) Limpr. MBL 10. 1911 : 85.

Nils Conrad KINDBERG. MBL 10. 1911 : 269-270.

Jean Gabriel Eduard Narcisse PARIS. MBL 10. 1911 : 360.

Bryologische Seltenheiten. III. *Cladosporium herbarum* auf *Buxbaumia viridis*. H 50. 1911 : 287-293.

Bryologische Beitrage zur Flora der Hohnen Tâtra. X. MBL 10. 1911 : 204-214.

Novitas bryologica. I. Bryol. 14. 1911 : 41-43. MBL 10. 1911 : 353.

*Plagiobryum demissum* (H. et H.) Lindb. auf dem Durlsberg. MBL 11. 1912 : 81.

*Aulacomnium turgidum* (Wahl.) Schwagr. MBL 11. 1912 : 80.

Bryologische Beitrage zur Flora der Hohen Tâtra. XI. MBL 11. 1912 : 64-66.

Besprechung Warnstorf : « Der Formenkres der *Tortula subulata* (L.) Hedw. und deren Verhaltms zu *T. mucronifolia* Schwgr. ». MBL 11. 1912 : 214.

*Molendoa tenuinervis* Limpr. in America arctica. Bryol. 15. 1912 : 75-81.

Bibliographia botanica Tatraensis. I-V. MKÉ 39. 1912 : 21-25 ; 40. 1913 : 41-46 ; 41.1914 : 17-26 ; 43. 1916 : 28-45 ; 44. 1917 : 14-24.

Ueber Verbreitung der *Molendoa Sendtneriana* in der polnischen Tatra MBL 12. 1913 : 224-227.

*Riccia Frostii* Austin in Ungarn. II. Nachtrag zur Flora von Mako. MBL 12. 1913 : 25-30.

Jehann BREIDLER. MBL 12. 1913 : 361-362.

A mohákrol származástani és fejlödéstani szempontból. [Ueber die Moose mit Rücksicht auf die Entwickelungsgeschichte.] TtKP 45. 1913 : 50-65. En hongrois.

Bryologische Seltenheiten. IV-XII. H 54. 1913 : 1-13.

*Buxbaumia inclusiata*. Bemerkung. Schedae ad « Krypt. ex. » Cent. XXI. No 2089. Annal. Naturhist. Hofmus. 27. 1913 : 277.

Der Briefwechsel von Hazslinszky und Limpricht. MKÉ 1914 : 108-115.

*Tortula serrulata* Warnst. MBL 13. 1914 : 138-139.

Eine Verwechselung in Pager's Sammlung. MBL 13. 1914 : 337-338.

Bryologische Seltenheiten IV-XII. H 54. 1914 : 1-13.

*Molendoa Sendtneriana* var. *transcaspica* Gyorffy var. nova et *Molendoa seravschanica* Broth. et Gyorffy (Diagn. lat.) in Brotherus : Bryales apud Fedtschenko « Flora Asiatskoj Rossii » Vyp 4. 1914. Petrograd, vyp 13, (1918) : 147-148.

Ueber das « *Pleurozygodon sibiricum* » Arnell, *Arkiv för Botanik*. 14. 1914 : 1-3.

Bemerkungen uber *Andreaea nivalis* und andere europaeische Lauhmoose, Mitgeteilt von E. Bauer (Prag. Smichov) 1914. p. 1-5 (Musci eur. ex.).

Beitrage zur Histologie einiger interessanteren exotischen Moose. I. (*Annal. du Jardin Bot. Buitenzorg*. 29 (deuxième série) 14. 1915 : 36-51).

Ueber das Vorkommen der *Molendoa Sendtneriana* in der Karpathnen ausserhalb der Hohen-Tâtra. MBL 14. 1915 : 71-74.

(Avec M. PÉTERFI) : Schedae et animadversiones diversae ad « Bryophyta regni Hungarie exsiccata edita a sectione botanica Musei Nationalis Transsilvanici ». 1. No. 1-50. BMF 1. 1915 (1916), II-III. No. 51-150 (*Sphagna*) BMF 3. 1919 : 43-74.

Teratologia bryologica I-II, III-IV. Bryol. Zeitschr. 1. 1916 : 1-6, 45-48.

Beitrage zur Kenntnis der Histologie von *Ephemeropsis tjibodensis* Goebel. BMF 2. 1916 : 8-32.

Ein neuer Mooshastard. MBL 15. 1916 : 87.

*Bucegia romanica* in North-America. MBL 15. 1916 : 90.

Beiträge zur Moosflora des Balaton (Platten ) Sees und seiner Umgebung. MBL 15. 1916 : 325-342.

Source MNHN Paris

Ueber die « Apophyse » der Moose. MBL 16. 1917 : 131-135.

Erwiderung an Herrn Prof. H. Hohr. MBL 16. 1917 : 165-168.

Nachträge zum « Illustr. Handwörterbuch der Botanik », 11. Aufl. OeBZ 67. 1918 : 228-234.

Bryologische Beträge zur Flora der Hohen Tátra. XII. MBL 18. 1919 : 18-26.

Beträge zur Moosflora von Budapest. MBL 19. 1920 : 23-31.

Miscellanea bryologica Hungarica. I-V. BK 19. 1920/21 : 7-16.

A devon- korabeli « mohok » [Die Moose aus der Devon]. TtKP 52. 1920 1921 : 61-62. En hongrois.

Die Gliederung und Verwandtschaft der Arten der *Molendoa*. MTÉ 37. 1921 : 345-351.

Bryologische Betrage zur Flora Ungarns. MBL 20. 1921 : 44-51.

Bryologische Seltenheiten. XIII. H 43. 1921 : 48-49.

*Campylopus piriformis* (Schultz) Brid. cfrt. MBL 21. 1922 : 70.

M. Péterfi. 1. Febr. 1875-30. Jan. 1922. BK 20. 1922 : 117-128, (19).

Novitas bryologica II., III-IV. Bryol 25. 1822 : 18, 27. 1923 : 38-39.

Beitrage zur Kenntnis der Anatomie von *Archidium phascoides* Bridel. AL 1. 1924 : 127-129.

Adnotationes criticae in sched. Musci exs. 32. Ser., 1924. Nr 1574 ; 33. Ser. Nr 1609, 1612 ; 34 Ser. Nr 1663.

A mohák ellenáló képessége. [Die Widerstandsfähigkeit der Moose.] TtKP 56. 1924 : 35-45. En hongrois.

Verzeichnis der für « Bryophyta regni Hungariae exsiccata » eingesammelten, jedoch in Kolozsvár gebliebenen Arten. FC 1. 1924 : 25-40.

Kritische Uebersicht der Standorte von *Molendoa Sendtneriana* in der Tatry Polskie. ASBP 2. 1924 : 212-215.

Bryologische Beiträge zur Flora der Hohen Tátra. XIII. MBL 23. 1924 : 81-86.

Ueber die Moose und ihre Substraten. FK 54. 1924 (1925) : 45-56, 166-173.

Fasciation der männlichen Blütenschafttrager von *Ratiania rumaenica* Schiffn. MBL 25. 1926 : 48-49.

Die Verbreitung der *Oxymitria paleacea* in Ungarn. BK 23. 1926 : 54-60,(10)-(11).

*Molendoa Sendtneriana* (Br. eur.) Limpr. var. *Yunnanica* Györffy nov. var diagn. in I. Thériot : Reliquiae Cuppeyanae 1926. p. 3.

A földkerekség legmagasabbra naluló mohái. [In die weitesten Höhen aufsteigende Moose der Welt.] TtKP 58. 1926 : 53-54. En hongrois.

De distributione specierum generis Mniobryi in planitia Nagy Alföld dicta Hungariae earumque oeconomia. MTÉ 42. 1926 (1925) : 158-172.

Bibliographia botanica Tatraensis. VI. (Rückblik auf die botanische Literatur über die Hohe-Tátra). VI. Teil. bis 1924. Turist. Alpin. 1927, 142-147, 166-167, 187-188.

Notationes bryologicae I-IV. RBry 55. 1928 : 81-86.

Rektor Friedrich Kern. FC 1. 1928 : 663-664.

Moosteratologie : Synpodialtrieb dichotomus von *Tetraplodon bryoides* aus Finland und Epigonésulenoidia von *Plagiobryum demissum* aus der Hohen Tátra. MTÉ 46. 1929 : 110-113.

Sur les « epigonesulenoidia » du *Plagiobryum demissum* recueillies sur les Hauts-Tátra. RGB 21. 1929 : 403-408.

Mohatermesztö és atülteto kisérletek. [Versuche über Kultur und Transplantation der Moose.] TtKP 61. 1929 : 22-26. En hongrois.

Borustyánkövekbe zárult mohákról és a fossilis mohák koráról. [Ueber die in Bernstein eingelagerte Moose und Alter der fossilen Moose.] Debreceni Szemle 3. 1929 : 65-75. En hongrois.

Nachruf an Prof. Dr. Julius Röll, Ritter pp. (1846-1928). RBry 2. 1929 : 117-125.

Pierre-Tranquille Husnot. MBL 28. 1929 : 178.

Source MNHN Paris

Novatis bryologica. V. Bryol. 32. 1929 : 62-65.

Monstruoses Sporophyton von *Tetraplodon bryoides* aus Suomi (*Ann. Soc. Zool.-bot. Fennicae Vanamo*, 9. 1929 : 299-319).

Zum Andenken an Johannes HEDWIG am zweihundesten Jahreswechsel seiner Geburt. RBry 3. 1930 : 161-165.

Pinf. Dr. h. c. R. P. Max FLEISCHER. MBL 39. 1930 : 284-285.

Syntheca controversa vom *Bryum pallescens* aus der Hohen Tátra. FC. 1. 1930 : 977 980.

Mooswelt des Ufers. — In KOLE : Zur Hydrobiologie eines Natronsees bei Szegrd in Ungarn. VIVL 5. 1931 : 123.

*Sphagnum*-Monstruositäten aus der Hohen-Tátra. RBry 58. 1931 : 189 193.

Ueber das Vorkommen vom *Dissodon Hornschuchii* (Grev. et Arnott.) Broth. an der Wand der Eistaler Spitze. MBL 30. 1931 : 100.

Bryologische Seltenheiten XIV. Acrosyncarpia controversa lateralis *Muii stellaris*. H 71. 1931 : 133-138.

Monographie der Thermalvegetation vom Hajdúszoboszló in Ungarn. Kap. 5 : Bryophyta der Hajdúszoboszlóer Therme. APk. 1932 : 324-337.

Abnormitäten von *Physomitrium piriforme* aus Siebenbürgen und vom *Meesea trichodes* aus der Hohen-Tátra. MBL 33. 1934 : 52-56.

Ein neuer Fundort von *Splachnum ampullaceum* in Siebenbürgen. MBL 33. 1934 : 195.

*Funaria mediterranea* Monstruositäten aus Italien. NGBl 41. 1934 : 134 141.

Novitas bryologica VI. *Tetraplodon bryoides* (Zoeg.) Lindb. monstruosus in peninsula Labrador inventus. Bryol 37. 1934 : 44-46.

Anomalies du *Grimmia triformis* en Suisse (*Bull. Soc. Bot. de Genève*, 25. 1934 : 264-268).

Doppelte Moskapseln aus Frankreich. RBry 7. 1934 : 117-121.

Eine Doppelkapsel von *Catharinaea tenella* aus Steiermark. OeBZ 83. 1934 : 292-293.

Musci monstruosi transsilvanici. EM 39. 1934 : 345-348.

*Pottia*-Revision weil. C. Warnstorfs aus der Sammlung des Siebenbürgischen Nationalmuseums in Kolozsvár. ABiol 3. 1935 : 255-259.

Ein neuer Bürger der Mooswelt von Pirniny und der Hohen-Tátra : *Catharinaea Haussknechtii* (Jur. et Milde) Broth. FC 2. 1935 : 121-122.

Ueber die Entdeckung der *Paludella squarosa* in der Zips. FC 2. 1935 : 1905-120.

Acrosyncarpia controversa vom *Catharinaea undulata* (L.) Web. et Mohr aus Russland. *Journ. Botan. USSR* 20. 1935 : 72-74.

Dr. Tytus CHALUBINSKI. Dem Andenken des Titans des polnischen Geistes Dr. Tytus Chalubinski anlässlich des Erscheinens seines Werkes « Enumeratio muscorum frondosorum Tatrensium hucusque cognitorum » pietätvol gewidmet. *Archiwum Historji i Filosofji Medycyny*. 15. 1935 : 117-138 [1936].

Durch hommale Einflüsse hervorgerufene Abänderungen bei *Preissia commutata* Nees. BG 13. 1936 : 482-503.

*Polytrichum*-Abnormitäten aus der Hohen-Tátra. AL 4. 1936 : 123-132.

Moskapsel mit acrosyncarpia controversa aus der Hohen-Tátra. Sonderband der Mikrochemie, « Molisch-Festschrift » 1936 : 191-193.

Teratologica additamenta ad cognitionem florae Kőszegensis 1-III. VSz 3. 1936 : 339-341.

Ueber die von weil. Dr. Emil SCHÖBER entdeckten Standorte der *Schistostega osmundacea*. FC 2. 1937 (1939) : 219-222.

Monosteratomata aus der Grossen Ungarischen Tiefebene. BK 36. 1939 : 85-87.

Monosabnormitäten von den West-Beskyden bis zu den Ost-Beskyden. BK 36. 1939 : 36 44.

Zusammenwachsen der männlichen Gametangiophoren in der Hohen Tátra BK 36. 1939 : 32-36.

Fission der Kapsel von *Orthotrichum affine* (Musci) aus Bulgarien. *Mitteil. aus den Königl. Naturwiss. Instituten in Sofia*, 13. 1940 : 207-209.

Source MNHN, Paris

Additamenta teratologica ad cognitionem florae peninsulae Alaska et America septentrionalis. Acta scientiarum math. et natur. (Kolozsvár.) 10. 1942 : 1-7.

Ueber Oekologie und Artrecht von *Philonotis Schliephackei* Röll. RBry (Travaux Bryolog.) 14. 1942 : 96-103.

Sexusveränderung von *Pressia commutata* in Siebenbürgen. MFuz 1. 1943 : 118-121, 122-131.

Moosteratomata aus der « Békás-szoros ». MFuz 1. 1943 : 161-170.

*Mulacomnium turgidum* előfordulása a Hortyn-csúcson. [. . in den Radnaer Alpen.] MFuz 1. 1943 : 320. En hongrois.

Die Moose der Bélbor Sauerquellen. MFuz 1. 1943 : 107-117.

Sexusveränderung von *Preissia commutata* in Siebenbürgen. MFuz 1. 1943 : 118-131.

Ueber die Entdeckung der *Molendoa tenuinervis* und deren samt *M. Sendtneriana* Verbreitung in den Karpathen. BCluj 26. 1946 : 149-153.

Muscorum abnormalia et terata in Horto Bot. Univ. Claudiopolitanae. BCluj 27. 1947 : 164-180.

Ueber die orientierte Umdrehung der Seten der Mooszwillinge. BK 44. 1947 : 32-36.

De gametangiophororum connatione. RBry 16. 1947 : 67-69.

Heredity and perturbated thallus of Hepatics. — On the disturbed and perturbated thalli of the Chonocarpon commutatus of Austria. RBry 17. 1948 : 119-125.

Zuzmarás, dérlepte mohák. [Bereifte Moose.] Természettudomány 3. 1948 : 24-28. En hongrois.

De successione muscorum in bombacrateribus apud Salzburg crescentium. *Memor. Soc. pro Fauna et Flor. Fennica* 25. 1950.

Die Entwicklungsgeschichte des von Herrn W. Meijer gesammelten abnormen Exemplares von *Physcomitrium piriforme* (*Buxbaumia*, 4. 1950 : 57-60).

Moos-Seten als Asyle fur Arthropoden. RBry 21. 1952 : 285-286.

Muscorum autogenea caloris-productio (Autogene Wärmebildung der Moose). RBry 21. 1952 : 26-31.

Erinnerung an Dr. József Igmandy (*Memor. Soc. pro Fauna et Flora Fennica*, 28. 1951-1952 [1953]).

« Hyperindividuell Seelisches. » RBry 23. 1954 : 327.

Ueber den Geo- und Phototropismus des Sphagnum-Pseudopodiums (*Memor. Soc. pro Fauna et Flor. Fenn.*, 29. 1952-1953 [1954] : 42-44).

Ueber die Durchbohrungskraft des Epigoniums von *Catharinaea Haussknechtii*. RBry 23. 1954 : 295-299.

Ueber E. Bauer Musci eur. ex No. 1185/b. RBry 26. 1957 : 187-190.

Ueber einige seltener fruktifizierende Moosarten. BK 47. 1957 : 77-79.

Regionale Depression dokumentieren die Bryophyta der « Telkibányaer Eishole » (*Annal. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung.*, 8. 1957 : 93-100).

In Herbarproben aufgefundene, missgebildte Splachnaceesporogone (*Memor. Soc. pro Fauna et Flora Fennica*, 33. 1956-1957 [1958]).

Ueber die Doppelsporen von *Bucegia romanica*, *Sauteria alpina* und *Radula complanata* aus der Hohen Tátra, Nord-Carpathen. RBry 27. 1958 : 38-48.

Gemellologia bryologica. I-II. RBry 27. 1958 : 211-215.

Novitas Bryologica. VII. Pleurocarpy in *Polytrichum commune* var. *uliginosum*. Bryol. 61. 1958.

Additamenta ad cognitionem genuinarum muscorum ex URSS et Oriente. Notulae System. e Sect. Cryptog. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS. 12. 1959 : 274-279. (Posthumus.)

Source MNHN, Paris

# Georges Bimont (1873-1958)

par V. Allorge

Nous avons le regret d'annoncer le decès de M. Georges Bimont, assistant de Botanique à l'Institut national agronomique où il dirigea les Travaux pratiques. Né le 12 octobre 1873, c'est presque à 85 ans qu'il est décédé (12 juillet 1958) à la suite d'une courte maladie.

Ce fut un botaniste amateur, passionné pour tout ce qui touche tant les Phanérogames que les Cryptogames. Il a fait un nombre considérable d'excursions surtout aux environs de Paris, soit seul, soit en compagnie d'autres botanistes, soit dirigeant des excursions d'étudiants.

C'est ainsi qu'il a eu la chance de récolter un *Grimmia* très intéressant sur le mur d'enceinte du parc du château de Gometz-le-Châtel (Seine-et-Oise). Il a signalé sa découverte en 1944 dans le volume du Congrès des Naturalistes publié à l'occasion du Quartenaire de la Société des Naturalistes parisiens.

Le Dr Duclos, le distingué bryologue de Moret-sur-Loing, avait étudié ce *Grimmia* et l'avait dédié à M. Bimont sous le nom de *Grimmia apocarpa* (L.) Hedw. fo *Bimonti* Duelos. M. Bimont avait communiqué une description très détaillée du Dr Duclos à M. Paul Cuynet. C'est grâce à M. Cuynet que cette description, qui serait restée inédite par suite du décès prématuré du Dr Duclos, a été publiée par M. Cuynet (*Bull. de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing*, nº 5, p. 51, 1950). Ce *Grimmia* a été distribué sous le nº 331 en 1949 par la Société d'Échanges de Muscinées, dont M. Bimont était membre très actif.

Un bryologue britannique M. A. C. Crundwell a exprimé son opinion au sujet de cette Mousse dans les « Transactions of British Bryological Society (1956, vol. 3) » ; à son avis il n'y a pas de raison pour considérer cette plante comme une forme et il lui assigne le rang de variété ou peut-être de « micro-espèce distincte ».

L'échantillon qui figure dans l'Herbier du Muséum (Herbier Parisien) a été offert par M. R. Gaume.

Il faut citer aussi le travail bryologique de M. Bimont : Excursion bryologique à la tourbière de la Cailleuse, forêt de Montmorency (Seine-et-Oise) dans laquelle il avait trouvé 14 espèces de *Sphagnum* dont le rare *Sphagnum Russowii* Warnst. (*Rev. bryol. et lichénol.*, 14, p. 111-117, 1943-1944). Il connaissait parfaitement les forêts de Meudon, de Rambouillet et les bois de Verrières tant au point de vue phanerogamique que du point de vue bryologique.

En 1939 il a exploré avec M. Robert Lami, le distingué algologue, l'îlot du Grand-Chevreuil situé dans la baie de St-Malo. Ces deux Auteurs ont fait des observations fort intéressantes en ce qui concerne la flore

Source MNHN, Paris

d'Algues marines, de la flore phanérogamique, celle des Lichens et des Muscinées et ils ont constaté la disposition zonale de Lichens sur le littoral de l'îlot : zones à *Verrucaria maura* Whlnb., *Caloplaca marina* Wedd., *Lecania prosechoides* Nyl., *Xanthoria parietina* L. et *Placodium murorum* DC. La flore muscinale, très pauvre, se réduit à quelques espèces communes. Ce travail a paru sous le titre : « Observations sur la flore terrestre de l'îlot du Grand-Chevreuil » dans le *Bull. du Laboratoire maritime de Dinard*, fasc. XXII, p. 33-41, 1940.

Au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum national d'Histoire naturelle, M. Bimont avait été chargé du classement et des intercalations des Bryophytes, travail dont il s'acquittait avec un grand soin.

Le Prof. L. Blaringhem, directeur du Laboratoire à l'École Normale Supérieure et ensuite le Prof. P. Buvat lui avaient confié le classement des Collections botaniques du Laboratoire et la détermination des matériaux botaniques qui affluaient à ce Laboratoire.

Très alerte, plein d'entrain, très serviable, il savait animer les excursions des étudiants qui tiraient grand profit de ses connaissances de la flore des environs de Paris, notamment de Rambouillet.

Il était très heureux d'encourager les élèves qui montraient de l'intérêt pour la Botanique et il ne ménageait pas sa peine et sa patience pour leur venir en aide.

Étant membre de la Société botanique de France depuis de longues années il suivait avec assiduité ses séances.

Nous présentons à Mme Bimont, sa veuve, qui l'avait toujours entouré d'un grand dévouement et d'affection, nos bien vives condoléances.

---

## Annonces de décès

Dr Miroslav Servit, le lichénologue tchèque bien connu, est décédé le 6 avril 1959 à l'âge de 72 ans. De 1910 à 1956 le Dr Servit a publié de nombreux travaux. Depuis 1939 il se spécialisa dans la taxonomie et la révision des Pyrénocarpes, dont il a décrit plusieurs espèces nouvelles. Il fut élu comme membre d'honneur à la Faculté d'Agriculture de Horice et de Kukleny.

---

Dr H. H. Allan, étudiant les Lichens de Nouvelle-Zélande est décédé récemment.

---

Mme Vera Georgyevna Pachnouva, lichénologue à l'Institut de l'Académie des Sciences de la Georgie S.S.R. à Tbilisi (Tiflis) est décédée subitement en septembre 1958. Pendant plusieurs années elle étudia les Lichens des régions entre les Mers Noire et Caspienne.

---

Source MNHN, Paris

# INFORMATIONS

## La Nomenclature des Bryophytes au IX^e Congrès International de Botanique (Montréal, 19-29 août 1959)

par R. van der Wijk

1. Une importante décision a été prise à ce Congrès concernant la date du point de départ (« Starting point ») pour la nomenclature des Mousses. Pour les Musci une publication est maintenant définitivement validée : Hedwig J. — Species Muscorum frondosorum. 1^er janvier 1801.

En conséquence, les œuvres parues pendant l'année 1801 sont donc valides. Ce sont :

a. Bridel, S. E. — Muscologia recentiorum 2 (2) 9 mai 1801.

b. Dickson, J. — Fasciculus plantarum cryptogamicarum — 1 octobre 1801.

Noms nouveaux : *Phascum*, *Splachnum*, *Orthotricum*, *Bryum* et *Hypnum*.

c. Hoppe, D. H. — Botanisches Taschenbuch 1801 — 19 avril 1801.

d. Wilbering, W. — Systematic arrangement of Britisch plants. Ed. 4, 3 décembre 1801.

2. La proposition d'accepter une liste de nomina specifica conservanda a été rejetée. Cependant un Comité a été formé pour réunir les noms des plantes pour lesquelles une conservation du nom actuel serait désirable. Il s'agit surtout des plantes horticoles et des plantes économiques. Pour les Mousses cela a peu d'importance.

3. Le Congrès a accepté la conservation de quelques noms de genres des Bryophytes. Ce sont :

a. *Amblyodon* B.S.G.

b. *Holomitrium* Endl.

c. *Orthothecium* B.S.G.

d. *Saccogyna* Dum.

Cette conservation n'est pas valide sans l'approbation du Comité général ; elle sera publiée dans le « Taxon ». La conservation de *Pleuropus* Griff. et *Grimaldia* Raddi a été rejetée.

4. La proposition de citer l'Auteur d'une publication valide parue avant 1801 simultanément avec l'Auteur après 1801 et d'associer les deux Auteurs par le mot *pri* a été rejetée pour les Mousses (acceptée pour la Mycologie).

5. Les Comités pour la Nomenclature ont à nouveau été formés par le Congrès pour la période entre le 9^e Congrès international de Montréal et le 10^e Congrès.

Le Comité pour la Nomenclature concernant les Bryophytes est constitué ainsi :

Présidente : Miss Margaret Fulford (États-Unis).

Secrétaire : R. van der Wijk (Pays-Bas).

Source MNHN, Paris

Membres : F. Demaret (Belgique).
P. A. Florschütz (Pays-Bas).
S. Hattori (Japon).
S. Jovet-Ast (France).
J. Proskauer (États-Unis).
H. Reimers (Allemagne occidentale).
P. W. Richards (Grande-Bretagne).
G. Sayre (États-Unis).
W. C. Steere (États-Unis).

L'adresse du Secrétaire est : Prof.-Dr R. van der Wijk, Laboratoire de Botanique, Groninge, Pays-Bas.

6. Au cours des Seances de Nomenclature le 1er volume de l'*Index muscorum* a été présenté aux Membres du Congrès. Ce premier volume qui a suscité un vif intérêt, contient environ 560 pages et se rapporte aux genres de Mousses commençant par les lettres A-C. Les Membres présents ont admiré la facilité avec laquelle on pouvait trouver un nom intéressant le lecteur. Les éditeurs ont l'intention de terminer l'œuvre totale (5 volumes) en 1962.

En ce qui concerne les Lichens les Membres du Comité de Nomenclature sont :

Prof. H. des Abbayes (France).
M. E. Hale (U.S.A.).
J. Mattick (Allemagne).
R. Santesson (Suède).

***

Le professeur Roger Heim, directeur du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris, a remis la Croix de chevalier de la Légion d'Honneur au professeur M. Chadefaud, au cours d'une cérémonie intime au Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire naturelle, le 27 novembre 1959.

***

La Societe botanique de France a décerné le « Prix de la Société botanique de France » au bryologue bien connu M. J. Charrier lors de la Séance de clôture de la Session annuelle de la Société, tenue à La Rochelle le 10 mai 1959.

***

The British Lichen Society, annonce dans sa Circulaire I, 1958 que le professeur Henri des Abbayes a été élu comme « Membre d'Honneur ». Nous lui présentons nos félicitations.

***

La British Lichen Society a organisé « Un cercle de Lecture ». Les fascicules de : « The Bryologist » et de la « Revue bryologique et lichénologique » sont mis en circulation dès leur parution parmi les Membres de ce Cercle pour une somme de 2 shillings par an. La bibliothèque de la Société possède déjà plus de 317 livres ou tirés à part. Les dons de tires

Source MNHN, Paris

à part ou d'ouvrages de Lichenologie seront reçus avec gratitude par la Société. Au cours de l'année 1959, 25 publications ont été prêtées par la bibliothèque aux Membres. Le bibliothécaire est le Dr D. C. Smith, Univ. Department of Botany, South Park Road, Oxford.

Le « Lichen Study Group » qui a été fondé il y a quelques années par M. F. A. Sowter fait maintenant partie intégrante de la « Br. Lichens Society ». M. F. H. Brightman, B. Sc., 2 Red Oak Close, Orpington, Kent a été chargé de son organisation. Au cours de l'année 1958-1959, 21 membres ont pris une part active dans les envois de spécimens (89 environ). Actuellement 4 spécimens sont mis en circulation parmi les Membres de ce Groupe pour encourager et aider les Membres dans l'étude des Lichens.

L'Herbier de la « Br. Lichen Society » comprend environ 200 espèces. Le Catalogue (en 2 listes) a été envoyé aux Membres. Le Conservateur de l'Herbier est M. T. D. V. Swinscow auquel les lichénologues peuvent s'adresser pour avoir de plus amples informations : Everley, London Road, Knebworth, Herts.

***

Le premier tome (des 5) de l'*Index Muscorum* vient de paraître. Il peut être obtenu au prix de $ 8.00 pour les Membres de I.A.P.T. et $ 15.00 pour les autres personnes. S'adresser à « International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature », Lange Nieuwstraat 106, Utrecht, Pays-Bas) (The Netherlands).

***

« Nova Hedwigia » — Band I, Heft I, 1959 vient de paraître. Ce fascicule, très bien présenté, tiré sur un beau papier glacé, contient 130 pages et 21 planches hors texte. L'éditeur a tenu de commencer ce 1er fascicule par une biographie d'Hedwig. Cet article illustré d'un portrait est dû au Prof. von F. Mattick (Berlin).

Les autres articles sont consacrés aux Algues d'eau douce, aux Champignons et aux Fougères. Signalons celui qui se rapporte aux Bryophytes : Ueber Lebermossfunde aus dem nordwestlichen Enontekin-Lappland par Aino Henssen de Marburg. Ce travail sera analysé ultérieurement dans la *Rev. bryol. et lichénol.* – V. A.

***

Nous lisons dans *The Bryologist* (62, n° 2, p. 163, 1959) que Mrs Winton Johnson de Hackensack, N. J. a fait don de « Alfred Tennyson Beals Harbarium » à New York Botanical Garden. Il renferme 8.776 spécimens identifiés et 1.500 non déterminés : surtout des Mousses, des Hépatiques et des Lichens.

***

La Société suisse de Bryologie et de Lichénologie a tenu sa réunion annuelle suivie d'une excursion dans le Schiltwald (Walde) en Argovie le 11 octobre 1959 sous la conduite du Dr Paul Müller (Bryologie) et du Dr Ed. Frey (Lichenologie).

Source MNHN, Paris

# BIBLIOGRAPHIE BRYOLOGIQUE

## *SYSTÉMATIQUE*

**Ando (H.).** The *Hypnum* species restricted to Japan and adjacent areas (*Jour. Sc. Hiroshima Univ.*, B, 2, 7, p. 143-152, 1956, 4 fig.).

Description de *H. tristoviride* (Broth.) Par., longue liste de synonymes, fig., distribution au Japon, en Chine, en Corée, à Formose, carte de répartition au Japon, écologie, tableau de la distribution verticale ; caractères qui distinguent cet *Hypnum* de *H. circinale* ; une var. nov. : var. *brevisetum* dont le seta mesure 6-7 mm. de longueur et porte une capsule dressée ou subdressée, oblongue-ovale. — S. J.-A.

**Chen (Pan-chieh) et Wan (Thung-Ling).** A preliminary study of the chinese *Andreaea* (*Acta Phytotax. Sinica*, VII, 2, p. 91-104, 1958, 6 fig.). En chinois et en anglais.

Clé des 6 espèces chinoises d'*Andreaea*. Description de chacune avec distribution et commentaires morphologiques. Espèces nouvelles : *A. H'angiana* du sous-genre *Acroschisma*, *A. mamillosula* et *A. likiangensis* du sous-genre *Euandreaea*. Les 6 espèces sont figurées. — S. J.-A.

**Clark (L.).** *Frullania* species collected in Louisiana by Koch (*The Bryologist*, **62**, 1, p. 63-65, 1959).

En Louisiane, récolte de 8 *Frullania*. Très peu d'espèces du Mexique et des Antilles se retrouvent aux États-Unis, probablement en raison du climat. Il faut invoquer aussi le manque de récoltes, notamment aux Bahamas. — S. J.-A.

**Clark (Lois).** *Frullania laxiflora* (*The Bryologist*, **62**, 2, p. 135-138, 195, 17 fig.).

Description de *F. l.*, espèce connue du Guatémala, Venezuela, de l'Équateur et du Pérou, caractérisé par ses 2 involucres et son périanthe à peine saillant. Proche de *F. arecae* et *F. riojaneirensis*. — S. J.-A.

**Conard (Henry S.).** *Amblystegium* (*The Bryologist*, **62**, p. 96-101, 1959).

Le genre *A.* a subi de nombreux changements quant aux espèces qui y ont été rapportées par divers Auteurs. Prof. Conard discute les raisons de ces changements plus ou moins justifiés. La classification adoptée par Grout pour l'Amérique du Nord semble la plus satisfaisante.

L'*A. laxirete* Card. et Thér. considéré comme une forme de *Leptodictyum* par Grout est élevé au rang d'espèce par Card. et Thér. mais sa description ne figure pas dans la Flore de Grout. Le Prof. Conard reproduit dans le présent travail sa diagnose latine ainsi que les principaux caractères le distinguant d'*A. riparium*, d'*A. vacillans* Sullv. et d'*A. Kochii* Br. Eur. Il compare les formes d'*A. riparium* au moyen d'une formule utilisant 3 caractères : A = apex des feuilles légèrement acuminé se terminant par une longue cellule ; *a* : apex aigu se terminant par 1 ou 2 cellules ; B = nervure faible et courte ; *b* = nervure forte et longue ; C = cellules médianes longues et étroites ; *c* = cellules larges (origine du nom *laxirete*). Comme conclusion à cette étude l'A. propose l'arrangement suivant. Pour *A. riparium* avec les formes : *riparium* (typiques), *abbreviatum*, *elongatum*, *flaccidum*, *fluitans*, *longifolium*, *obtusum*. *Amblystegium brevipes* Card. et Thér. garde le rang d'espèce de même que *A. laxirete*, *A. sipho*, *A. vacillans*. Les groupes : *A. serpens-juratzkianum-trichopodium* et le groupe : *varium-irriguum fluviatile* demandent une étude plus détaillée ainsi que la place de *A. compactum* et de sa f. *americanum*.

Ce travail facilitera la tâche des bryologues qui auront à déterminer les espèces de ce genre difficile. — V. A.

Source MNHN, Paris

**Crum (H.) and Anderson (L. E.).** Taxonomic Studies on North American Mosses. VI-XIII (*Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc.*, **74**, 1, p. 31-40, 1958, 26 fig.).

Description de *Ceuthospora* gen. nov. et de *C. mexicana* (Bartr.) n. comb. qui ressemble à un *Ephemerum* et possède un protonéma persistant. Variation des feuilles chez *Trichostomum cylindricum*. Notes sur *T. spirale* Grout (compléments à la description de Grout). Distribution américaine de *Hygophila tortula* (11 États). Description de *Tortula cainii* n. sp. (avec fig.), plante ayant l'aspect d'un *Encalypta*, ressemblant à *T. latifolia*. Deux nouvelles localités pour *Bryum blindii* (British Columbia, Ontario). Localités nouvelles pour *Lauthergia brachyptera* (New Hampshire et North Carolina). Description de *Tariphyllum hamellianum*, fortement asymétrique et à feuilles ondulées, ayant l'apparence d'un *Plagiothecium neckeroideum* (Fig.). — S. J.-A.

**Crum (H.) et Anderson (L. E.).** *Bryoceuthospora* nom. nov. (*The Bryologist*, **62**, 1, 1959, p. 66).

Nom nouveau proposé pour *Ceuthospora* Crum et And. déjà employé pour un genre de Champignons. *Ceuthospora mexicana* (Bartr.) Crum et And. devient *Bryoceuthospora mexicana*. — S. J.-A.

**Grolle (R.).** Beitrag zur Kenntnis der afrikanischen Lophocoleen (*Transact. Brit. Bryol. Soc.*, **3**, 1, p. 582-598, 1959, 3 pl. de fig.).

Clé des 11 espèces de *Lophocolea* africains. Descriptions, commentaires, liste des spécimens étudiés. Combinaisons nouvelles : *L. fasciculata* (Nees) S. Arnell et Grolle, *L. subintegra* (H. f. et T.) Grolle, *L. bewsii* (Sim) Grolle. Description en latin et très détaillée pour *L. fasciculata*, *L. subintegra*, *L. similiens*. Très belles fig. pour ces 3 espèces. — S. J.-A.

**Hässel de Menendez (G.).** Nota preliminar sobre especies de *Riccia* halladas en Argentina (*Bol. Soc. arg. de Botanica*, **VII**, p. 99-115, 1958, 5 fig.).

Cinq espèces viennent d'être trouvées en Argentine : *R. Frostii*, *R. crystallina*, *R. Curtisii*, *R. Austinii*, *R. sororarpa*. Description de chaque espèce avec fig. Spores particulièrement bien représentées. Distribution. *R. Austinii* n'est pas considéré comme synonyme de *R. lamellosa*. *R. Raulaneni* correspond au *R. crystallina* représenté dans ce travail. Importante bibliographie. Étude très soignée. — S. J.-A.

**Hodgson (E. A.).** New Zealand Hepaticae (Liverworts). X. Marsupial Genera of New Zealand with amendments and additions to Paper V (Jungermanniaceae) (1946) (*Trans. Royal Soc. New Zealand*, **85**, 4, p. 565-584, 1958, 19 fig.).

Clé de 8 genres : *Balantiopsis*, *Geocalyx*, *Saccogyna*, *Jackiella*, *Tylimanthus*, *Marsupidium*, *Acrobolbus*, *Lethocolea*. Pour chacun, clé et description des espèces. Deux genres nouveaux pour la Nouvelle-Zélande : *Jackiella* et *Pseudomarsupidium*. Une espèce nouvelle : *Tylimanthus diversifolius*, proche de *T. tenellus*. Combinaisons nouvelles : *Tylimanthus rotundifolius* (Berg.) = *Marsupidium rotundifolium* ; *Marsupidium perpusillum* (Col.) = *Tylimanthus perpusillus*, *T. flaccidus*, etc. ; *Lethocolea squamata* (Tayl.) = *Podanthe squamata* ; *Jungermannia grandifolia* (Berg.) = *Lethocolea grandifolia*. Diagnose latine de *Jamesoniella pseudocclusa* Hodg. publiée précédemment. — S. J.-A.

**Kuwahara (Y.).** Key to the Japanese species of *Metzgeria* (*Miscell. Bryol. et Lichenol.*, n° 16, p. 4-5, 1958). En japonais.

Clés pour *Metzgeria conjugata* var. *japonica*, *M. fruticulosa*, *M. furcata*, *M. hamata*, *M. noviecrassipilis*, *M. pubescens*, *M. quadriseriata*. — V. A.

**Kuwahara (Y.).** A revision of the Japanese species of the Genus *Metzgeria* (*Journ. Hattori Bot. Lab.*, **20**, p. 124-141, 1958, 7 fig.).

Notes morphologiques sur les *Metzgeria* (rameaux, poils, sporange, propagules, etc.). Clé des espèces. Description de *M. furcata*, *M. fruticulosa*, *M. quadriseriata*, *M. hamata*, *M. conjugata* subsp. *japonica* (Hatt.) Kuw. stat. nov., *M. pubescens*. Espèce nouvelle : *M. novicrassipilis* qui diffère de *M. crassipilis* par les cellules des ailes plus petites, les cellules épidermiques de la nervure (2 dorsales, 3-4 ventrales), poils peu nombreux, propagules plus grands. Fig. nombreuses, très claires. — S. J.-A.

**LeRoy Andrews (A.).** Notes on North American *Sphagnum*. XI. *Sphagnum subsecundum* (*The Bryologist*, **62**, 2, p. 87-96, 1959).

Critique des travaux de Warnstorf, notamment de sa monographie dans laquelle il a adopté un trop grand nombre d'espèces. Par contre, les conceptions de Russow



Source MNHN, Paris

sont justes. Discussion sur la valeur spécifique des caractères suivants : poils des feuilles raméales, granuleux des feuilles caulinaires, cellules costales des tiges, chez *S. subsecundum*. Distinctions faites par RUSSOW et par ABEREL dans le groupe *subsecundum*. Présence de l'espèce en Amérique méridionale, en Afrique, en Nouvelle-Zélande, en Asie, en Russie, au Japon, en Chine où les spécialistes (SIM, GARSIDE, SAITÔ, SUZUKI, CHEN et LEE) ont interprété ce complexe de façons différentes. — S. J.-A.

**Meijer (W.).** Notes on some malayan species of *Anthoceros* L. (Hepaticae). II (*Journ. Hattori Bot. Lab.*, **28**, p. 1-13, 1957, 5 pl.).

Corrections et additions à la note précédemment parue sur les *Anthoceros* des régions malaises. Description de *A. glanduhosus*, *A. appendiculatus*, *A. lobuganus*, *A. crispulus*. Une espèce nouvelle : *A. angasparus*, de Java, dont les spores, mesurant 40-50 µ diam., sont couvertes de fines et nombreuses papilles. S. J.-A.

**Meijer (W.).** Notes on species of *Riccia* from the Malaysian Region (*Journ. Hattori Bot. Lab.*, **20**, p. 107-118, 1958, 9 fig.).

Espèces décrites et figurées : *Riccia fluitans* L., *R. basskarliana* St., *R. junghuhniana* Nees et Lindenb., *R. gangetica* Ahmad, *R. hillardieri* Mont. et Nees, *R. krubiana* St. Espèces nouvelles : *R. prominens* de Java ; *R. applanata* ayant l'aspect de *R. krauhiana* et la structure de *R. junghuhniana* ; *R. obtusa*, proche de *R. hegrichiana* ; *R. sumatrana* affine de *R. prominens* et *R. obtusa*, récolté à Sumatra. Très belles fig. S. J.-A.

**Miller (H. A.) and Scott (E. B.).** Notes on Hawaiian Hepaticae. III Relationships among *Herpocladium*, *Herberia* and *Acromastigum* (*The Bryologist*, **62**, 2, p. 109-116, 1959, 3 pl. de fig.).

Discussion sur les caractères de ces 3 genres. Description de *Herberia gracilis* (Mont.) St. dont les synonymes sont : *Mastigophora gracilis*, *Scaphigera gracilis*, *S. tristicha*, *Herpocladium gracile*, *Mastigophora parvifolia*, *Mastigobryum biapiculatum*. — S. J.-A.

**Mizushima (Urara).** On the correct latine names of *Weissia* Hedw. and *Heterophyllium* (Schimp.) C. Müller (*Journ. Jap. Bot.*, **33**, n° 12, p. 367-369, 1957).

L'orthographe correcte est *Weissia* et non *Weisia* et *Heterophyllium* et non *Heterophyllum*. — J. A.

**Mizushima (Urara).** On the status of *Entodon rubrissimus* Sakurai (*Journ. Jap. Bot.*, **32**, n° 5, p. 159-160, 1957).

D'après l'A. l'*E. r.* semble être une forme extrême d'*Entodon ramulosus* Mitt., forme *rubrissimus* (Sakurai) T. Mizushima, stat. nov. *E. rubrissimus* Sakurai in *Journ. Jap. Bot.*, 28 : 59, f. 5 (1953). V. A.

**Mizushima (Urara).** On the identity of three mosses (Taxonomic notes on Japanese mosses, I. (*Journ. of Japan. Botany*, 33, n° 7, p. 211-219, 1958, Tokyo).

L'étude attentive faite par l'A. montre que les espèces : *Triquetrella recurvifolia* Dix. et Sak., *Triquetrella tenuicaulis* Sak., *Lepidodontium japonicum* Sak. et *Barbula reflexa* (Brid.) sont identiques (dessins des feuilles, des sections de la tige et tissu cellulaire). Cette dernière espèce décrite par BRID. en 1822 a donc la priorité. V. A.

**Mizutani (M.).** Key to the Japanese species of *Lepidozia* (*Miscell. Bryol. et Lichenologica*, n° 16, p. 1, 1958). En japonais.

Clés pour *Microlepidozia mukinoana*, *M. setacea*, *Lepidozia wallichiana* (*planifolia*) *L. vitrea*, *L. fauriana*, *L. reptans*, *L. flaccidosa* (*L. subtransversa*). — V. A.

**Noguchi (A.).** A small collection of Musses from Southern India (*Kumamoto Journ. of Sc.*, Ser. B, 4, n° 1, 1958).

Liste de 23 espèces de Mousses provenant du Sud de l'Inde (Kodaikanal, Coonoor, Ootacamund), région peu connue bryologiquement. L'espèce la plus remarquable est *Papillaria formosana* Nog. connue seulement de Formose. Une variété nouvelle *pilifera* Noguchi est décrite (avec fig.). Presque toutes les espèces citées sont tropicales. — V. A.

**Noguchi (A.).** Key to the Japanese *Philonotis* (*Miscell. Bryol. et Lichenol.*, n° 17, p. 1-2, 1958).

Clés et planche de dessins pour les *Philonotis gezoana*, *tuleca*, *fontana*, *socia*, *lancifolia*, *palustris*, *setschuanica*, *turneriana*, *plumulosa*. En japonais. — V. A.

Source MNHN Paris

**Troskauer (J.).** — On Hill, Wiggers, and Nerker, and also the Genus *Conocephalum* (*Taxon*, **7**, 5, p. 123-130, 1958).

Une seconde édition de l'ouvrage de John HILL a été trouvée à Paris, à la Bibliothèque Nationale. L'A. de *Flora holsatica* est P. H. WIGGERS. Les noms publiés par NECKER (« species naturalis ») doivent être considérés comme des noms de genres valides. Choix d'un lectotype en vue pour *Conocephalum* Hill. et *Conocephalum* Wiggers et pour l'espèce *Marchantia conica* L. Proposition du nom à conserver : *Conocephalum* Wigg. — S. J.-A.

**Robinson (Harold).** — *Leskea angustata* in Mexico (*The Bryologist*, **62**, n° 1, p. 31-35, 1959).

Étude détaillée de *L. angustata* Tayl. trouvé pour la 1re fois au Mexique par T. HERRERA et O. SANTIBEZ en 1956. L'A. complète la description accompagnée d'une planche de figures de *L. angustata* et de *L. gracillima* Tayl., cette dernière espèce est réduite en synonymie, à la suite de cette étude très précise. — V. A.

**Savicz Ljubitzkaja (L. I.) et Smirnova (Z. N.).** — A new species of the genus *Bryum* Hedw. from Bungers Oasis (*Bull. d'Information de l'Expédition Soviétique Antarct.*, n° 7, p. 34-39, 1959). En russe.

Diagnose en latin et description en russe d'un *Bryum* nouveau pour la science : *B. Korotkevitziae* découvert par V. S. KOROTKEVITZ au bord du lac Figurnoje par 33-38 m de profondeur. Voisin du *B. Weigelii* Spreng de l'hémisphère N et du *B. pacvilissimum* Card. et Thér. des îles Kerguelen. 2 planches de figures, une photographie de la plante entière et de la structure de la nervure. Type déposé au Herb. Inst. Bot. mus. V. L. KOMAROVII Ac. Scienl. U.R.S.S. in Leningrad. — V. A.

**Schuster (R. M.).** — Epiphyllous hepaticae in the southern Appalachians (*The Bryologist*, **62**, 1, p. 52-55, 1959).

Présence d'Hépatiques épiphylles au S des Appalaches (Whitewater River), dans des stations ombragées, très humides et chaudes, sur feuilles de *Rhododendron maximum* et *Leucothoe editorum*. Affinité de cette région avec les régions tropicales ou subtropicales. Une combinaison nouvelle : *Cololejeunea cardiocarpa* (Mont.) pour *Lejeunea cardiocarpa* Evs. — S. J.-A.

**Scott (E. H.) and Harvey A. Miller.** — Notes on Hawaiian Hepaticae. IV. *Herbertia herpolaticiloides* sp. nov. (*The Bryologist*, **62**, 2, p. 116-118. 1959, 1 pl. de fig.).

Description de *H. h.* ressemblant à *H. gracilis* mais ayant des feuilles plus larges, une vitta bien nette et un sinus ouvert. Vit dans les bois de montagnes très humides, aux Hawaï. — S. J.-A.

**Smirnova (Z. N.).** — Notula de *Mnium micro-ovale* C. Mull. et *Mnium coriaceum* Griff. (*Not. System. e Sect. Cryptogam. Inst. Bohn., Nomine V. L. Komarovii Annal. Sc. URSS*, **XII**, p. 282-290, 1959).

Parmi les récoltes faites par L. N. VASILIEVA en Extrême-Orient (Prov. Maritimes), l'A. a constaté la présence de *M. micro-ovale* C. Müll., nouveau pour l'URSS. Cette découverte élargit l'aire de la répartition de cette espèce, connue jusqu'ici exclusivement de la Chine. D'après KABIERSCH W. ce *Mnium* serait une forme de *M. rostratum* (Schrad.) Schwaegr. A la suite d'une étude extrêmement précise des caractères morphologiques et anatomiques, des *M. rostratum*, et *M. coriaceum* Griff., de la dioécité, des aires géographiques, l'A. admet avec LAZARENKO qu'il s'agit des espèces autonomes mais très voisines. Une description très complète, accompagnée de dessins (*M. micro-ovale* et *M. coriaceum*) termine ce travail d'un grand intérêt systématique et biogéographique. — V. A.

**Suzuki (H.).** — Studies on the *Palustria* group of the *Sphagna* of Japan (*Journ. Sc. Hiroshima Univ.*, B, **2**, 7, p. 153-172, 1956, 4 fig., 5 cartes).

Aucun spécimen étudié par l'A. ne peut être nommé *S. centrale*. Actuellement le groupe *Palustria* est représenté au Japon par 4 espèces : *imbricatum*, *S. papillosum*, *S. magellanicum*, *S. palustre*. Clé de ces espèces, remarques morphologiques, nombreuses fig. de sections foliaires, distribution (cartes et graphiques altitudinaux et latitudinaux). — S. J.-A.

**Suzuki (Hyojii).** — Variations in *Sphagnum junghuhnianum* var. *pseudomolle* Warnst. and the Status of *Sphagnum kitense* Warnst. (*Japon. Journ. of Botany*, **15**, n° 2, p. 186-198, 1956, Tokyo).

Source MNHN, Paris

**Warburg (E. F.)** et **Crundwell (A. C.).** *Tortula virescens* (De Not.) De Not. new to the British Isles (*Transact. British Bryol. Soc.*, 3, 4, p. 568-570, 1959).

Récolté à Abbey Bridge, N. W. Yorks, de *T. virescens*. Description et affinités de cette espèce signalée dans les Iles Britanniques pour la 1re fois. Distribution en Europe. Après examen des types, les AA. concluent à la synonymie : *T. virescens* = *T. pulvinata* = *Barbula pulvinata* Jur. — S. J.-A.

**Wijk (R. Van Der).** Precursory Studies on malaysian Musses II. A preliminary Key to the Moss Genera (*Blumea*, 9, 1, p. 143-186, 1958).

Pour l'ouvrage « Flora Malesiana », une révision des familles de Mousses sera entreprise et se terminera par une clé des genres. Afin de mettre au point le mieux possible cette clé détaillée, l'A. a composé une clé préliminaire qui pourra être utilisée et critiquée par les bryologues qui étudient la flore malaise. Cette clé se base principalement sur les caractères végétatifs ; les caractères du sporophyte, notamment ceux du péristome, sont utilisés lorsque la morphologie du gamétophyte ne peut servir à distinguer nettement les genres. L'emploi d'une clé générale impose, pour un si grand nombre de genres, un temps de recherches assez long ; aussi l'A. a-t-il eu l'excellente idée de donner d'abord une « introductory key », simple et claire, brève (moins de 2 pages) et qui conduit immédiatement à un groupe de genres dans la clé générale. Cette clé est le résultat d'une longue expérience de bryologue et de recherches minutieuses. Des imperfections apparaîtront, peut-être, à l'usage et les bryologues sauront les faire connaître, mais déjà on peut affirmer qu'elle est extrêmement précieuse et pratique. — S. Jovet-Ast.

**Williams (Harry).** — *Phascum floerkeanum* in Ontario (*The Bryologist*, 62, n° 1, p. 55-57, 1959).

Intéressante découverte par l'A., en parfait état de fructification, dans le sud de la Prov. d'Ontario. Caractères distinguant cette espèce du *Ph. cuspidatum* avec lequel il peut croître ainsi qu'avec *Barbula convoluta*, *Ephemerum cohaerens*, *E. spinulosum*, *Pottia truncata*, *P. davalliana* et *Pterygoneurum ovatum*. — V. A.

## *ANATOMIE, MORPHOLOGIE*

**Edward (C.)** et **Taylor (Sr.).** Peristome teeth in polarized light (*The Bryologist*, 62, 2, p. 149-155, 1959).

Description détaillée de la méthode de préparation des dents du péristome à observer au microscope polarisant. Structure des dents de *Mnium cuspidatum* et *Dicranum scoparium*. Chez les Hypnacées les lames dorsale et ventrale ont une structure transverse. Par erreur, les dents de *Amblystegium serpens* étaient décrites comme possédant une lame dorsale à structure radiale. Il semble que les mouvements du péristome soient en relation avec la structure des lames. La direction de la chaîne cellulosique serait un caractère génétique et aurait une importance taxinomique. — S. J.-A.

## *PHYSIOLOGIE, CHIMIE*

**Burkholder (P. R.).** — Organic nutrition of some mosses growing in pure culture (*The Bryologist*, 62, 1, p. 6-15, 1959, 2 pl. phot., 1 tabl.).

Croissance et développement de quelques Muscinées, notamment *Atrichum undulatum* et *Sphagnum squarrosum*, en culture pure, sur des milieux de compositions différentes. Quand on ajoute une source de C au milieu de culture, *A. undulatum* se comporte comme un photoautotrophe obligatoire. Sur certains milieux, cependant, il peut croître en l'absence de lumière. $NH_4NO_3$ à 0,02 M utilisé comme source d'N inorganique, produit la croissance maximum. Suivant leur nature, les amino-acides produisent une croissance différente. Sur un milieu contenant 224 mg d'Uracil par litre, *S. squarrosum* présente une croissance bulboïde. — S. J.-A.

**Hosokawa (T.)** and **Odani (Y.).** The daily compensation period and vertical ranges of epiphytes in a beech foresl (*J. Ecol.*, 45, p. 901-915, 1957).

Le D.C.P. ou « daily compensation period » représente le temps nécessaire à la photosynthèse diurne pour compenser les pertes de $CO_2$ dues à la respiration nocturne. Cette étude a porté au laboratoire sur 13 espèces de Mousses et de Lichens poussant à diffé-

Source MNHN, Paris

rents niveaux sur le tronc des Hêtres. On mesure ce coefficient par une méthode colorimétrique (rouge crésol dans une solution de bicarbonate de soude). L'expérience a ensuite été répétée sur le terrain. Les résultats permettent aux auteurs de conclure à l'existence de 3 groupes d'épiphytes (base du tronc, tronc et couronne). Le D.C.P. des Lichens est le double de celui des Mousses : enfin les espèces poussant à la base du tronc ont leurs besoins en lumière satisfaits par temps ensoleillé ou nuageux, alors que les espèces de la couronne (Lichens) atteignent péniblement leur D.C.P. par temps couvert. — P. Tixier.

**Maltzahn (K. E.).** Interaction between kinetin and indolacetic acide in the control of bud reactivation in *Splachnum ampullaceum* (L.) Hedw. (*Nature*, Lond., n° 4653, 60-1, 1959).

**Ochi (H.) and Sasaki (T.).** — Osmotic values of cell-sap in *Conocephalus conicus* (L.) Necker (*Jap. Journ. Ecology*, **7**, 3, p. 108-111, 1957, 2 fig., 2 graphiques).

La valeur osmotique du suc cellulaire de *C. c.* a été calculée par la méthode de la plasmolyse. On constate des fluctuations saisonnières : descend rapide en avril, valeur très élevée en août. Cette valeur est plus basse au point de croissance, plus élevée dans les parties basales. *C. c.* serait une espèce endohydre. — S. J.-A.

## *CYTOLOGIE, GÉNÉTIQUE*

**Anderson (L. E.) and Bryan (V. S.).** Chromosome numbers in Mosses of Eastern North America (*Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc.*, **74**, 2, p. 173-199, 1958, 42 fig.).

Nombre chromosomique pour 38 espèces et 1 variété de Mousses, toutes (sauf une) originaires de l'Amérique du N. Pour *Andreaea rothii* Web. et Mohr, n = 10. Le nombre chromosomique est donné pour les Ptychomitriaceae, Cryphaeaceae, Fabroniaceae. Pour chaque espèce étudiée le nombre chromosomique est uniforme dans toutes les populations. Observations en relations avec les groupes taxinomiques. — S. J.-A.

**Herrir (G. K.).** The cytology of *Haplomitrium Hookeri* (*The Bryologist*, **62**, 1, p. 1-5, 1959, 3 fig., 1 tableau).

Étude des chromosomes de *H. H.* obtenu en culture pure. 9 chromosomes ; le plus grand a une constriction subterminale. A la mitose, en télophase, 2 nucléoles, ce qui semble inhabituel chez les Hépatiques. Cytologiquement, les Calobryales ressemblent plus aux Anacrogynes qu'aux Acrogynes. — S. J.-A.

**Hoffmann (A.).** — Untersuchungen über die Geschlechtsdifferenzierung bei haploiden und diploiden Gametophyten von *Barbula unguiculata* (Huds.) Hedw. *Z. f. induktive Abstam. u. Vererblehre*, **88**, 3, p. 374-387, 1957).

**Proskauer (J.).** Studies on Anthocerotales. V (*Phytomorphology*, **7**, 2, p. 113-135, 1958, 23 fig.).

Étude de *Phaeoceros laevis* d'après des spécimens prélevés en différents points du monde et des exemplaires vivant de cultures. La ssp. *laevis*, dioïque, existe seulement en Europe. La ssp. *carolinianus* a une distribution mondiale. Les 2 caryotypes diffèrent. Dans ses cellules végétatives, *carolinianus* a un nombre variable de chromosomes hétérochromatiques acrocentriques ; leur nombre reste constant dans un clone. On a trouvé un *Anthoceros punctatus* sauvage polyploïde. Lectotypes choisis pour les genres *Dendroceros* et *Megaceros* et pour *D. crispulus*, *D. crispus*, *Megaceros vincentianus*. *A. adscendens* a pour synonymes *A. megalosporus* et *A. carnelii*. — S. J.-A.

**Sanmoniya (Masamho).** Chromosome studies of Mosses, III (*Journ. Huttori Bot. Lab.*, n° 19, p. 67-70, 1958).

L'A. a recherché le nombre de chromosomes de 13 espèces : *Astomum crispum*, *Rhacomitrium canescens*, *Funaria hygrometrica*, *Pohlia japonica*, *Bryum coronatum*, *Aulacopilum japonicum*, *Dolichomitriopsis diversiformis*, *Haplohedwigia microphyllum*, *H. subulaceum* var. *subulatum*, *Bryhnia novae-angliae*, *Rhodobryum ramulosum*, *Hypnum plumaeforme*. Observations pour chaque espèce et 1 planche de figures. — V. A.

Source MNHN, Paris

**Tatuno** (S.). Geschlechtschromosomen bei einigen Lebermoosen. XI. Geschlechtschromosomen bei zwei Arten von *Frullania* (*La Chromosomo*, 25-26, p. 899-901, 1955, 2 fig.).

Formule chromosomique de *Frullania muscicola* et *F. valida*, qui possèdent des chromosomes sexuels. — S. J.-A.

**Tatuno** (S.). Zytologische Untersuchungen uber die Lebermoose (*Jap. Journ. of Genetics*, 31, 12, p. 334-341, 1956, 2 fig., 2 tabl.). En japonais ; résumé en allemand.

L'étude cytologique de 118 espèces et 2 var. d'Hépatiques montre : 1) chacun des ordres possède le nombre de chromosomes et le caryotype caractéristique ; 2) dans les chromosomes des espèces primitives il y a peu ou pas d'hétérochromatine, les espèces plus évoluées en ont davantage ; 3) les chromosomes sexuels, chez les Hépatiques, doivent avoir une origine double ; 1) *Dumortiera hirsuta* permet de penser que les polyploïdes croissent sur des roches plus variées que les plantes qui ont moins de chromosomes. — S. J.-A.

**Yano** (K.). Cytological studies on Japanese mosses. I (*Miscellanea Bryol. et Lichenol., Hattori Botan. Labor.*, n° 17, p. 10, 1958).

Étude du nombre de chromosomes chez les Fissidentales, Dicranales, Grimmiales et Eubryales, Hypnobryales, Isobryales et Polytrichinales. — V. A.

## *RÉPARTITION, ÉCOLOGIE, SOCIOLOGIE*

**Ando** (H.). — Notes on useful bryophytes (*Biol. Soc. Hiroshima Univ.*, 7, 2, p. 23-26, 1957). En japonais ; résumé en anglais.

Utilisation des Sphaignes pour entourer les plantes vivantes, pour la culture en pots, pour remplacer le Coton, etc. Diverses Mousses (*Polytrichum*, *Aerobryopsis*, *Barbella*...) utilisées pour les emballages, pour arrêter l'eau ou dans un but ornemental (*Climacium*, *Rhodobryum*), comme couverture du sol dans les jardins ou contre l'érosion des sols. Les *Mnium*, *Pogonatum*, etc., abritent en hiver l'insecte qui produit une galle sur *Rhus javanica* (source de tannin). Ce sont des indicateurs de conditions écologiques (ex. : « copper mosses »). — S. J.-A.

**Barkman** (J. J.) et **Ringelberg-Giesen** (W.). — *Leptodontium flexifolium* in Drente (*Buxbaumia*, 13e ann., fasc. 1-2, p. 29-38, 1959). En hollandais avec un résumé en français.

Le *L. f.* a été trouvé récemment en Hollande, 125 ans après sa découverte. On connaît maintenant six localités dans la province de Drente, toujours sur les vieux toits de chaume des fermes. Les AA. discutent la distribution de cette espèce en Europe, et rappellent ses exigences écologiques et les espèces qui l'accompagnent. En somme c'est une espèce acidophile et héliophile. La survivance de cette espèce en Hollande est menacée par le renouvellement des toits de chaume et par les oiseaux (merles) qui, en cherchant les Insectes qui vivent dans des touffes de *L. f.*, arrachent les brins et détruisent ainsi la plante. — V. A.

**Barkman** (J. J.). — De Mosvegetatie van een essenbos bij Hierden (*Buxbaumia*, 13e ann., fasc. 1-2, p. 50-53, 1959).

L'A. signale une association épiphytique : *Anomodonteto-Isothecietum* découverte sur des vieilles souches de Frêne sur la côte de l'ancien Zuyder-Zee à Hierden près de Harderwijk en Hollande. La liste des Phanérogames et les caractères phytosociologiques de l'association sont donnés (19 espèces de Bryophytes sont citées). — V. A.

**Barseghyan** (A. M.). — On finding of the *Ricciocarpus natans* (L.) Corda in the Reservoirs of the Erevan basin (Armenian SSR) (*Journ. de Botan. Akad. Sc. URSS*, XLIV, fasc. 4, p. 568-570, 1959, avec une photographie dans le texte). En russe.

La découverte du *R. n.* par l'A. dans le bassin d'Erevan en Arménie étend l'aire de cette Hépatique en Transcaucasie. Bibliographie des travaux des bryologues russes concernant le *R. n.* — V. A.

Source MNHN, Paris

**Barham (E. B.).** — The natural History of Rennel Island, British Solomon Islands (*Copenhagen*, 3, p. 99-100, 1958).

5 espèces citées. — V. A.

**Birse (E. M.).** — Ecological studies on growth-form in Bryophytes. III. The relationship between the growth-form of mosses and groundwater supply (*J. Ecol.*, 46, p. 9-27, 1958, 5 tabl., 6 fig.).

Études faites dans les dunes de l'estuaire de la rivière Ythan (Aberdeenshire). Conditions écologiques. Les associations muscinales comprennent des espèces ayant des formes de croissance très diverses. Analyse de ces associations et étude des différents types biologiques (schéma). Tableau des relations entre la distribution des espèces (et leur forme biologique) et la hauteur du plan d'eau dans la dune, pour 9 localités. La deuxième partie de ce travail expose une série d'expériences : transplantation de Muscinées (*Acrocladium cuspidatum*, *Campylium stellatum*) dans la dune, essais de survivance en culture avec ou sans apport d'eau par la base. Discussion. — S. J.-A.

**Birse (E. M.).** — Ecological studies on growth-form in Bryophytes. IV. Growth-form distribution in a deciduous wood (*J. Ecol.*, 46, p. 29-42, 1958, 1 phot., 6 fig., 3 tabl.).

Description de la localité (à l'W d'Aberdeen, Kincardineshire) et du groupement (faciès humide à *Betula pubescens*, *Prunus*, *Alnus glutinosa* ; faciès plus sec à *Sorbus aucuparia* et *Rubus fruticosus* où abonde *Rhytidiadelphus triquetrus*). Conditions d'éclairement, graphiques des variations d'intensité lumineuse au niveau des Mousses et au-dessus de la strate basse. Humidité et sol (tableau de l'évaporation et de l'humidité relative, graphiques). L'analyse des groupements de Bryophytes montre que les formes de croissance des Mousses au niveau du sol reflètent les conditions d'éclairement. Si, en été, l'éclairement tombe à 5-18 %, les Muscinées gazonnantes se développent bien ; s'il tombe à 1 %, les espèces filiformes dominent. Les groupements observés précédemment par PEARSALL se retrouvent ici. — S. J.-A.

**Booy (C.) et Groenhuijzen (S.).** — De Najaarsexcursie naar Hilverbeek Spanederswoud en't Hol (*Buxbaumia*, 13e année, n° 1-2, 1959).

Compte rendu de l'excursion d'automne faite par la Société Bryologique des Pays-Bas. Parmi les Bryophytes les plus remarquables il faut citer *Pallavicinia Lyellii*, *Scorpidium scorpioides*, *Riccardia sinuata* et *Riccardia multifida*. Les autres Bryophytes récoltés sont : 19 espèces d'Hépatiques et 59 espèces de Mousses. — V. A.

**Browiez (K.) i Szweykowski (J.).** — Nowe stanowiska *Grimaldia fragrans*, oraz *Riccia ciliifera* w Polsce poludniowej. Further localities of xerothermic liverworts *Grimaldia fragrans*, *Fimbriaria saccata* and *Riccia ciliifera* in south Poland (*Fragmenta Floristica et Geobotanica*, 4, 1-2, p. 203-219, 1958).

Ces 3 Hépatiques vivent dans les steppes du S de la Pologne. Carte de distribution. Description des conditions écologiques dans les localités anciennement connues et dans les nouvelles. Remarques sur les épidermes de *G. fragrans* et de *Fimbriaria saccata*, sur l'anatomie de *Riccia ciliifera* fo. *pedemontana*. Énumération des 3 îlots de végétation xérothermique en Europe centrale. — S. J.-A.

**Casas de Puig (C.).** — Aportaciones a la flora briologica de los Pirineos (*Collectanea Botan.*, V, n° 23, p. 489-424, 1957).

Liste de 59 espèces recoltées par l'A. dans les Pyrénées catalanes, parmi lesquelles 3 Hépatiques nouvelles pour les Pyrénées espagnoles, dont la plus intéressante est *Fimbriaria pilosa* (Wahl.) Tayl. 12 espèces de Mousses sont également nouvelles pour la région parcourue : environs de Campredon, Espot et Esterri d'Aneu et Nuria, localités situées entre 1.000 et 2.500 m. — V. A.

**Casas de Puig (C.).** — *Myurella julacea* (Vill.) Bryol. eur. var. *scabrifolia* Lindb. en Cataluña (*Collectanea Botan.*, V, fasc. III, p. 417-418, 1957).

Présence de cette variété en Andorre et à La Molina (Pyc.-Or.), premières localités espagnoles. — V. A.

**Casas de Puig (C.).** — Adiciones a la Flora Balear. Tres especies de *Fissidens* nuevas para la isla de Mallorca (*Bol. Soc. Hist. Nat.*, IV, p. 63-64, 1958).

Trois *Fissidens* nouveaux pour l'île de Majorque : *F. Bambergeri* Schpr., fo *acutiuscula* P. de V., *F. incurvus* Starke var. *tamarindifolius* (Dom.) Braithw. et *F. ovatifolius* (Ruthe), cette dernière espèce très rare dans la Péninsule. — V. A.

Source MNHN, Paris

**Chen (Pan-chieh).** Preliminary report of cenological and geographical study of chinese mossflora (*Acta Phytotax. sinica*, VII, 4, p. 271-293, 1958). En chinois.

Il est question des types biologiques, *Errantia*, *Adnata*, *Epipetria*, etc..., et des groupements muscinaux tels que *Barbelletum*, *Papillarietum*, *Georgietum*, etc. — S. J.-A.

**Chevassut (G.) et Quézel (P.).** — L'association à *Damasonium polyspermum* et *Ranunculus batrachioides* (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, **49**, 5-6, p. 204-210).

Étude de la végétation des mares temporaires du Sersou où les auteurs ont retrouvé *Riella sersuensis* Trab., découvert dans cette même région par Trabut. L'association est voisine de l'*Elatinum macropodae* Br.-Blanquet des marrs de Rignaud (Hérault) où se rencontre *R. Notarisii*, espèce très voisine de *R. sersuensis*. — F. Jelenc.

**Cridland (A. A.).** — The habitat of *Aschisma kansanum* (*The Bryologist*, **62**, p. 132-135, 1959).

*A. kansanum* a été décrit par Andrews en 1915 d'après les récoltes faites encore avant 1871. C'est seulement en 1958 que cette Mousse a été retrouvée dans le Kansas par J. E. Morris et aussi par l'A. à la base des petits blocs de quartz. Le sol est siliceux (pH 4,5-6,5). Carte dans le texte montrant les localités connues jusqu'ici dans le centre des États-Unis et des schémas représentant la position occupée par la plante à la base des cailloux de quartz. — V. A.

**Crum (H. A.).** — Additions to the moss flora of Kentucky. II (*Trans. Kentucky Acad. Sc.*, **17**, 3-4, p. 131-134, 1956).

*Rauia scita* est un ensemble d'espèces où domine *Thuidium minutulum*. *Funaria americana* est *F. flavicans*. 9 espèces nouvelles pour le Kentucky. — S. J.-A.

**Crum (H.).** — Some additions to the California moss flora (*Madroño*, **14**, 2, p. 74-79, 1957, 13 fig.).

Huit Mousses citées. Fig. de *Mielichhoferia mielichhoferiana* (Funck) Limpr. Description et fig. d'une espèce nouvelle : *Hymenostomum inoperculatum* qui possède des capsules cléistocarpes exsertes. — S. J.-A.

**Crundwell (A. C.).** Some Bryophytes from counties Cavan and Fermanagh (*The Irish Natural. Journ.*, **XIII**, n° 3, p. 36-39, 1959).

Liste de 25 Hepatiques dont 17 nouvelles pour le district et 38 Musci avec 24 nouveautés pour Cavan et Fermanagh. — V. A.

**Crundwell (A. C.).** A revision of the british material of *Brachythecium glaciale* and *B. Starkei* (*Transact. British Bryol. Soc.*, 3, 4, p. 565-567, 1959).

Remarques sur l'écologie de *B. g.* et *B. S.* ; difficulté de distinction entre ces 2 espèces. Contrairement à ce que pensait Dixon, au Ben Lawers c'est *B. glaciale* que l'on récolte le plus abondamment. Examen des spécimens de *B. glaciale* de 7 localités ; pour *B. Starkei*, d'une seule localité. — S. J.-A.

**Gipsy (R. M.) and Richards (P. W.).** — A collection of Bryophytes from Thailand (Siam) (*Transact. of the Brit. Bryol. Soc.*, 3, Part 4, p. 575-581, 1959).

Cette collection réunie par P. W. Richards à Bangkok et dans les montagnes au NE de Bangkok comprend 5 esp. d'Hépatiques toutes nouvelles pour le Thailand et 41 esp. de Mousses dont 12 nouveautés pour ce pays. La flore bryologique de Thailand comptait 238 esp., avec les récoltes de P. W. Richards elle comprend maintenant 255 esp. — V. A.

**Gimingham (C. H.) et Brynard (A. M.).** — The influence of groundwater level and soil type on the composition of bryophytic communities (*Transact. Brit. Bryol. Soc.*, 3, 1, p. 569-607, 1959).

Cultures en pots sur sol organique (tourbe) et sur sol minéral acide (granitique) : 4 niveaux d'eau différents ; pas d'arrosage par la partie supérieure du pot ; pH : 3,1 et 4,1. Association muscinale observée : *Pohlia nutans*, *Bryum obconicum*. *Polytrichum juniperinum*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum*. Tableau de la présence de ces espèces dans les différents pots. Le niveau de l'eau influe sur l'humidité de la surface du milieu et, par suite, sur la proportion d'espèces muscinales. Sur la tourbe plus sèche, le peuplement muscinal est beaucoup plus pauvre que sur le sol minéral dans les mêmes conditions d'humidité. — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

**Hall (G. W.).** — Notes on the hepatic flora of the Athens area (*Ohio J. Sc.*, **58**, 1, p. 15-19, 1958).

**Henderson (D. M.).** — Contributions to the bryophyte flora of Turkey (*Edinb. Roy. Bot. Gard.*, Notes, **22**, 3, p. 189-193, 1957).

**Hermann (F. J.).** — Range extension of Bryophytes in Eastern United States (*The Bryologist*, **62**, p. 138-141, 1959).

Les excursions faites par l'A. dans les États de New York, de Maryland et de Virginie lui ont permis de trouver 15 espèces dont 8 sont nouvelles pour le premier ; 4 esp. dont 2 sont nouvelles pour Virginia, 11 esp. dont 9 sont nouvelles pour le Maryland. Ces trouvailles élargissent l'aire de distribution de ces Bryophytes. La bibliographie comprend 17 ouvrages se rapportant aux Bryophytes de ces 3 États. — V. A.

**Holmen (K.).** — Three west arctic moss species in Greenland. On the occurrence of *Cinclidium latifolium*, *Anlacomnium acuminatum* and *Trichostomum cuspidatissimum* (*Meddel. om Groenland*, **156**, 3, 15 pp., 1957).

**Holuby (J.).** — Flora der Laub- und Lebermoose in der Umgebung von Zemianske Podhradie aus dem Jahre 1877 (*Biológia*, **14**, p. 481-498, Bratislava, 1959). En tchèque, avec résumé allem.

J. Smarda présente un résumé des publications de L. Holuby de 1877 difficilement accessible, sur les Mousses observées aux environs de Zeman Podhrad (Nemcspolhrágy) jadis département de Trencsén. Le manuscrit se trouvait dans l'héritage de l'A. et fut corrigé par J. Smarda au point de vue de la nomenclature et de la classification. — A. Boros.

**Hosokawa (T.) et Kubota (H.).** — On the osmotic pressure and resistance to dessication of epiphytic mosses frome a beech forest south-wes Japan (*Journ. of Ecology*, **45**, p. 579-591, 1957). En japonais.

Analysé in *Miscellan. Bryol. et Lichenol. Hattori Botan. Laborat.*, n° 17, p. 10, 1958. — V. A.

**Horikawa (Y.) et Ando (H.).** — Phytogeographical notes on *Hypnum subimponens* Lesq. and *H. dieckii* Ren. et Card. (*Journ. Japanese Bot.*, **32**, 8, p. 225-231, 1957, 3 fig.).

Cartes de distribution de ces 2 espèces connues en Amérique du N et au Japon. Graphique de leur distribution verticale. La plupart des espèces ayant une telle aire géographique appartiennent à l'élément holarctique. — S. J.-A.

**Jasnowski (M.).** — Mchy torfowisk w dorzeczu Tysmienicy na Lubelszczyznie-Moosflora der Moore des Flussbeckens Tysmienica im Gebiet von Lublin (*Fragmenta Floristica et Geobotanica*, Ann. **II**, 2, p. 79-96, 1955).

Liste des Muscinées trouvées dans les tourbières du Flussbecken en Pologne orientale, en 1953 : 63 Bryales, 19 Sphagnales. Les plus intéressantes, très rares en Europe centrale, semblent être des reliques glaciaires : *Paludella squarrosa*, *Meesea triquetra*, *Helodium lanatum*, *Scorpidium scorpioides*, *Calliergon trifarium*. En outre, 2 Muscinées très rares : *Sphagnum imbricatum*, *Tinumia megapolitana*. Une carte des localités des espèces rares. — S. J.-A.

**Jasnowski (M.).** — The localities of *Betula humilis* Schrank in the Tysmienica River basin in the Lublin district (Krakow, 9 pp., 1955, 1 phot., 2 cartes). En polonais.

Étude des groupements végétaux dans lesquels vit *B. humilis*. Une association à Muscinées avec *Acrocladium cuspidatum* et *Drepanocladus aduncus* et divers autres Bryophytes. — S. J.-A.

**Johnsen (T. N.).** — Terrestrial cryptogams in a pine woodland with and without litter (*The Bryologist*, **62**, 1, p. 35-41, 1959, 6 phot., 2 tableaux).

Effets de l'enlèvement fréquent de la litière couvrant le sol d'une forêt de Pins. Le passage périodique du feu modifie le groupement des Mousses et Lichens : l'association *Plagiothecium-Dicranum-Leucobryum-Cladonia* devient un groupement à *Dicranum* et *Anthoceros*. Le ratissage produit une association hétérogène, riche en espèces, accroît le recouvrement. — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

**Joustra (Tj.).** — Verhandeling over de in Nederland Voorkomende soorten vab het Geslacht *Fissidens* Hedw. (*Buxbaumia*, 13e année, n° 1-2, p. 10-28, 1959). En neerlandais.

Étude de la répartition des 9 espèces de *Fissidens* existant aux Pays-Bas : *F. taxifolius* Hedw., *cristatus* Wils., et la var. *mucronatus* (Limpr.) Waldh., *adianthoides* Hedw., *osmundioides* Hedw., *exilis* Hedw., *pusillus* (Wils.) Milde, *crassipes* Wils., *bryoides* Hedw. et la var. *gymnandrus*, *incurvus* Sturk. Descriptions détaillées pour chaque espèce, localités avec une carte de distribution pour chaque *Fissidens* en Hollande et clé pour leur détermination. — V. A.

**Krever (C.).** — Establishment of *Grimmia laevigata* on bare granite (*Ecology*, **38**, 3, p. 422-429, 1957, 1 fig., 3 tabl.).

Des rameaux de *Grimmia laevigata*, en boîte de Petri, sur granite, donnent un protonéma et de nouveaux rameaux. Le protonema n'apparaît pas s'il gèle, se forme plus vite en lumière réduite, supporte la sécheresse. *G. l.* croît mieux sur granite sans Lichens. La plupart des spécimens d'herbier sont viables pendant 3 ans et même 10 ans après la récolte. — S. J.-A.

**Koch (L. F.).** — Louisiana Muscology. 2. The herbarium of Tulane University, New Orleans (*Bryologia*, **9**, 2, p. 69-71, 1957).

Remarques sur les travaux de Mrs MACKANESS. Addition, pour la flore bryologique de l'État de New Orleans, de 21 espèces. — S. J.-A.

**Koch (L. F.).** — Mosses of California. VI. Hall natural area and Mono County (*Madroño*, **14**, 6, p. 206-211, 1958).

Récoltes du Dr CATCHESIDE et du Dr KETCHLEDGE : 58 espèces de Mousses dont 5 citées pour la première fois en Californie (*Blindia acuta*, *Bryum muehlenbeckii*, *B. pallens*, *Campylium stellatum*, *Mnium orthorrhynchum*). — S. J.-A.

**Kuc (Marian).** — The mosses of the Sandomiers-Opatow Upland (*Fragm. Flor. et Geobot.*, 5, p. 129-150, Kraków, 1959). En polon. avec résumé anglais.

La région étudiée s'étend à l'ouest du fleuve Wisla (= Weichsel = Vistula). Caractère dominant de ce terrain est le sol éolien (loess) avec des Mousses de sol éolien très intéressantes, surtout *Tortula velenovskyi*, et d'autres comme *Barbula revoluta*, *Desmatodon cernuus*, *Desmatodon* = *Pottia heimii*, *Funaria dentata*, *Syntrichia latifolia*, *Weisia rostellata*, *Brachythecium rotheanum*, *Grimmia anodon*, etc. — A. BOROS.

**Kucyniak (J.).** — Une Mousse inattendue pour le Québec : *Pterigoneurum ovalum* (*Naturaliste canad.*, **85**, 10, p. 217-224, 1958).

**Lachmann (A.).** — Coup d'œil sur les bryo-associations observées au long de la Session du Jura (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **105**, p. 37-44, 1958).

L'A. signale les Bryophytes observés surtout dans les stations suivantes : I° Rochers tuffeux à Baume-les-Messieurs, la Roche-Percée, Cascades de Charabotte et du Moulins-de-Charix près de Nantua, falaises longeant le lac de Silans, avec toute la série des espèces tuffigènes. II° Pierres immergées et blocs innondés des torrents et ruisseaux. III° Troncs vivants éclairés ou ombragés, bois décomposés. IV° Parois rocheuses maintenues constamment humides auprès des cascades et suintements d'eau calcaire. V° Rochers et pierres ombragés. VI° Rocailles ensoleillées et pierres nues de murettes sans ombre. VII° Espèces terricoles en station éclairée. VIII° En altitude (col de Rochette, Le Reculet). IX° Fonds marécageux et bords tourbeux des lacs et étangs : Hypnocariçaie et tourbières à Sphaignes. D'autre part l'A. cite 17 espèces peu fréquentes dans la chaîne du Jura et qu'il a réussi à retrouver. Excellentes observations d'un bryologue enthousiaste qui seront utilement consultées par les bryosociologues. — V. A.

**LeRoy (Andrews).** — The bryophyte flora of the upper Cayaga, Lake Basin, New York (*Agr. Exp. Stat. Mem.*, **352**, 87 pp., 1957).

**Lisowski (S.).** — Materials to the Bryoflora of the Tatra mountains (*The Poznan Soc. of Friends of Science*, Publ. of the Sect. Biology, **21**, p. 1-129, Poznan, 1959). En polon. avec bref résumé angl.

Nouvelles données sur les Mousses du versant polonais de la Haute-Tatra, tenant toutefois compte de tout le territoire des montagnes de la Tatra. La plupart des espèces mentionnées figurent dans le « Bryotheca Polonica ». D'intérêt particulier sont les remarques sur *Dicranum neglectum*, *D. acutifolium*, *Barbula rufa*, *Tayloria lingulata*, Uno-

Source MNHN, Paris

*mobryum concinnatum*, *Bryum insigne*, *Cnelidium arcticum*, *Thuidium hystricosum*, *Hygrohypnum styriacum*, *H. viridulum*, *H. polare*, *Brachythecium trachipodium*, *B. vaneki*, *Pseudostereodon procerrimus*, etc. Malheureusement, cet ouvrage précieux écrit en polonais est difficile à consulter par les bryologues ne connaissant pas cette langue. — A. Boros.

**McCleary** (J. A.). The Bryophytes of a desert region in Arizona (*The Bryologist*, **62**, n° 1, p. 58-62, 1959).

D'après les recherches de l'A. dans la partie désertique, à Maricopa et environs, sur 31 espèces signalées par divers bryologues vers 1 500 m (5.000 pieds), 21 appartiennent aux Pottiacées, 5 aux Grimmiacées, 4 aux Funariacées, 1 esp. aux Bryacées, et 1 aux Fissidentacées. Dans le Parc Papago aux environs de Tempe et Phoenix l'A. signale dans le présent article : *Riccia dictyospora* Howe et *Targionia hypophylla* L. et 13 espèces de Mousses. La meilleure époque pour la récolte est évidemment le printemps à la suite des pluies hivernales. — V. A.

**Mapes** (Herbert M.). *Discelium nudum* in eastern New York (*The Bryologist*, **62**, p. 155-156, 1959).

L'A. signale les localités nouvelles de cette Mousse trouvée par lui dans l'est de l'État de New York et rappelle les conditions de sa croissance. — V. A.

**Meijer** (W.). — Natuurbescherming in Midden-Sumatra (*Natuur en Landschap.*, **10**, 2, p. 2-7, 1956).

Conservation de la nature dans la partie centrale de Sumatra. Intérêt écologique. Carte. — S. J.-A.

**Mizuschima** (Ura). — On the sporogon of *Mnium undulatum* Hedw. found in Japan (*Journ. Jap. Bot.*, **34**, n° 4, p. 127-128, 1959).

Première localité pour le *M. u.* fructifié trouvé par l'A. à 1.650 m d'alt. dans la prov. de Shinano. Les caractères du péristome (dessins) sont identiques à ceux des spécimens européens. — V. A.

**Nagano** (I.). Vegetation of *Rhacomitrium anomodontoides* Card. on tree trunks (*Miscell. Bryol. et Lichenol.*, n° 16, p. 4, 1958). En japonais.

**Nannenga-Bremekamp** (N. E.). De Mossen van het heelsumse beekdal (*Buxbaumia*, 13e ann., fasc. 1-2, p. 39-49, 1959).

Liste de 107 Mousses et de 38 Hépatiques, récoltées par l'A. dans la vallée parcourue par un petit cours d'eau près de Heelsum dans le sud de la province de Gelderland en Hollande. Parmi les espèces intéressantes pour les Pays-Bas il faut noter *Bazzania trilobata*, *Orthocaulis attenuatus*, *Sphenolobus minutus*, *Riccardia latifrons* et *Orthodontium lineare*. L'A. signale 14 espèces de *Sphagnum*. — V. A.

**Noguchi** (A.) et **Miyata** (I.). — Sporelings and regenerants in some Mosses. 2 (*Kumamoto Journ. of Sc.*, **3**, Ser. B, n° 2, p. 87-91, 1958).

Essais de germination de spores et de régénération des feuilles sur des milieux de culture à valeurs de pH différentes. Ils ont observé : 1° Pour beaucoup d'espèces l'amplitude est large. 2° Pour beaucoup d'espèces ou groupes d'espèces il y a une variation considérable de pH les plus favorables pour la germination et la régénération. A l'exception des Mousses extrêmement calcicoles ou acidophiles l'optimum pour la germination et la régénération est plus acide que dans les conditions de croissance naturelle qui est généralement aux environs de pH 5 (tableau I). 1° Les valeurs de pH favorables pour la régénération des Mousses calcicoles sont légèrement plus acides et celles pour les Mousses acidophiles sont considérablement acides. 5° Les valeurs de pH pour les Mousses corticicoles correspondent généralement à celles du substrat sur lequel elles croissent. 6° La portion de la feuille sur laquelle se développe le protonéma paraît définie pour une espèce ou un groupe d'espèces (tableau II). La bibliographie comprend 9 titres de travaux se rapportant spécialement à la question. — V. A.

**Noguchi** (A.) et **Nagano** (I.). — Mosses of Chichibu, Central Japan (*Bull. of the Chichibu Mus. of Nat. Hist.*, n° 8, 1958). En japonais avec résumé anglais.

Recherches poursuivies dans les montagnes de Chichibu à 1.800 m d'alt., principalement sur des grès, le « chert » et des argiles, mais aussi sur des roches calcaires.

Les surfaces ensoleillées sur calcaire portent des Mousses calcicoles, cependant la végétation sur des calcaires ombragés héberge des espèces qui croissent sur des roches non calcaires dans les régions tempérées. La végétation sur des « chert » est différente

Source MNHN, Paris

de celle des roches calcaires dans des conditions semblables. La végétation sur des roches calcaires est influencée par l'action directe ou indirecte de l'alcium contenu dans le substrat et les facteurs microchimatiques. Il semble qu'il existe un gradient de chaux favorable aux Mousses calcicoles. *Molendoa sendtneriana* considéré comme espèce calcicole dans le sud-ouest du Japon a été trouvé sur des roches non calcaires dans le district de Chichibu. — V. A.

**Oehsner (F.).** Die Bedeutung der Moose in einigen pavesischen Pflanzengesellschaften (*Archivio Botanico e Biogeografico Italiano*, **34**, 4e série. 3, 1-2, p. 69-76, 1958).

Excursion de 5 jours dans les environs de Pavie. Étude des associations muscinales dans le *Fagetum*, à 1.300 m alt. ; dans une peupleraie ; sur des places nues dans le *Bromion* ; dans le groupement à *Molinia altissima* et *Dianthus atrorubens* ; dans une *callunaie*, un bois de Pins. Liste des espèces récoltées. — S. J.-A.

**Osada (T.).** An additional list of Mosses from North Korea (*The Journ. of the Hattori Botan. Laborat.*, n° 19, p. 60-66, 1958).

Étude du matériel récolté par l'A. et divers bryologues en Corée ; 113 espèces sont signalées dont 32 sont nouvelles pour cette région. La végétation bryophytique des parties basses peu riche comprend surtout des espèces photophiles. Vers 1.000-1.500 m elle devient plus abondante et variée dans les forêts d'*Abies nephrolepis* et *Picea ajanensis*. La flore est holarctique et les familles comme Météoriacées, Lembophyllacées, Hypopterigiacées, Hookériacées et Rhizogoniacées sont rares. Le *Leucodontella perdependens* vit en abondance sur les troncs et les branches en montagnes. — V. A.

**Pande (S. K.) et Chopra (V.).** Cytological studies in Indian Musses. I (*Jour. Indian Bot. Soc.*, **36**, 3, p. 241-247, 13 fig., 1957).

Espèces étudiées : *Pogonatum microstomum* (R. Br.) Brid., *P. stevensii* Ren. et Card., *Brynm nitens* Hook. et *Physcomitrium pyriforme* (Hedw.) Brid. — V. A.

**Peciar (V.).** Einige bryofloristische Angaben aus Torfmooren in Orava und Bahia Gora (*Acta facult. rerum nat. univ. Comenianae*, **2**, p. 381-381, Bratislava, 1958). En slovaque avec résumé allemand.

L'A. signale les mousses d'un *Sphagnetum* près de Suchá Hora et Klin, ainsi que les mousses récoltées sur le terrain slovaque de Babia Gora. — A. Boros.

**Peciar (V.).** — *Clevea hyalina* (Sommlt.) Lindb. wieder in der Tschechoslowakei festgestellt (*Biologia*, **13**, p. 919-922, Bratislava, 1958). En slovaque avec résumé allemand.

L'A. a retrouvé *Clevea hyalina* dans la montagne de Inovec. Cette trouvaille représente une des localités les plus basses. — A. Boros.

**Peciar (V.).** Dalsie duplinky k topografii niektorych vyznacnych xerofytnych pecenoviek na Slovensku (*Acta Facult. rer. nat. univ. Comenianae*, **2**, p. 385-388, Bratislava, 1958). En slovaque.

L'A. décrit les nouvelles localités de *Grimaldia fragrans*, *Riccia bishoffii* (*R. ciliifera*), *R. ciliata* en Slovaquie. — A. Boros.

**Peciar (V.).** Zwei bemerkenswerte bryologische Funde in der Tatra (*Biológia*, Slovenska Akd. Ved., **6**, p. 137-141, Bratislava, 1959). En slovaque, avec résumé allemand.

L'A. signale la présence de *Fimbriaria lindenbergiana* sur les rochers calcaires de Bielske Béla, ainsi que de la forme naine de *Buxbaumia aphylla* sur terrain granitique à l'altitude de 1.520 m. — A. Boros.

**Peciar (V.).** Zwei bemerkenswerte bryologische Funde in der Tatra (*Biológia*, Cas. Slov. Univ., **14**, p. 437-441, Bratislava, 1959). En slovaque, avec resumé allemand.

L'A. signale une nouvelle localité d'une forme naine de *Fimbriaria lindenbergiana* et du *Buxbaumia aphylla*. Ce dernier prospère à une altitude de 1.820 m. — A. Boros.

**Pilnus (Z.).** Zwei bearhtenswerte Moosfunde im Riesengebirge (*Acta Musei Reginaehradecensis*, *Sr. Nat.*, **2**, p. 159-164, 1959). En tchèque, avec résumé allemand.

L'A. signale l'existence des espèces de *Ptychodium affine* et *Leptobarbula berica* dans le Riesengebirge (Krkonose). V. Boros.

Source MNHN, Paris

**Poelt (J.).** Systematik der Moose (*Fortschritt Bot.* (1956), **29**, p. 70-77, 1 fig., 1957).

**Polunin (N.).** The botany of Ice-Island T-3 (*Jour. Ecol.*, **46**, 2, p. 323-347, 1 pl., 2 fig., 1958).

Cinq espèces d'Hépatiques et 13 esp. de Mousses figurent dans ce travail.

**Prior (P. V.).** Further Bryophytes from Shenandoah National Park, Virginia (*The Bryologist*, **62**, 1, p. 41-45, 1959).

Grâce à de nouvelles récoltes, la liste des Muscinées du Shenandoah Nat. Park s'enrichit de 5 Hépatiques et 21 Mousses. Au total, 273 espèces connues. — S. J.-A.

**Proctor (M. C. F.).** A note on *Acrocladium trifarium* (W. et M.) Richards et Wallace in Ireland (*Transact. Brit. Bryol. Soc.*, **3**, 4, p. 571-571, 1959).

*A. trifarium* recueilli dans 3 localités nouvelles d'Irlande, dans des marais calcaires, parmi les autres Mousses (notamment *Scorpidium scorpioides*). En Écosse, il existe dans des marais de montagne. Distribution et écologie sur le continent ; plantes associées. — S. J.-A.

**Rehfeld (P. V.).** Bryophytes of Southernwest Missouri. I. New distribution records (*The Bryologist*, **62**, p. 57-58, 1959).

*Barbula Beschrebi* Sanerb., *Enclalium verticillatum* (Brid.) BSG., *Hygrohypnum luridum* (Schwaegr.) Hampe, *Tortula ruralis* (Hedw.) Smith sont cités pour la première fois par l'A. pour l'État de Missouri. — V. A.

**Rejment-Grochowska (I.), Sobotkowa (D.) et Mirzkiewiczowa (J.).** Contribution à la connaissance de la flore bryophytique de Podhale Karpathes occidentales polonaises (d'après une collection de R. Kobendza) (*Fragm. Flor. et Geobot.*, **5**, p. 117-128, Kraków, 1959). En polonais, avec résumé français.

Les observations des AA. se rapportent aux territoires marécageux du bassin de Nowy Targ au nord de Haute-Tatra, et à celui du rivage de Czarny Dunajec. Parmi les espèces intéressantes citons : *Cratoneurum decipiens*, *Hypnum pratense*, *Telaranea setacea*. — A. Boros.

**Sauvage (Ch.).** Intérêt biogéngraphique de Bou-Hachem (Rif occidental) (*Bull. Soc. Sc. Nat. et Phys. du Maroc*, **XXXIII**, p. 17-25, 1958).

Étude remarquable du massif Bou-Hachem situé à l'WNW de Chechaouen, constitué par des grès siliceux du Crétacé supérieur. Découverte d'une localité nouvelle de *Sphagnum auriculatum* Schimp. autour d'une mare avec *Polytrichum perigoniale* Mitch. vers 1.200 m et une 2e vers 1.000 m.

L'A. rappelle que Font Quer avait découvert en 1931 un étang à *Sphaignes* dans Djebel Songna (aussi *Sph. auriculatum*). La localité de Pitard (1912) sur le Djebel Zhiri de *Sph. rufescens* n'a pu être retrouvée. Une étude palynologique est suggérée par l'A. car elle pourrait apporter des résultats très importants en ce qui concerne l'histoire du peuplement du Rif. — V. A.

**Shin-Chiang (Lee).** The genus *Bryoxiphium* in China (*Acta Phytotax. Sinica*, **VII**, 3, p. 253-263, 1958, 3 fig., 1 carte).

*Bryoxiphium* était inconnu en Chine. Dans la prov. du Setchouan on a trouvé *B. norvegicum* et *B. japonicum* que l'A. considère comme 2 espèces distinctes. *B. mexicanum* est identique à *B. norvegicum* ; *B. madeirense* proche de *B. norvegicum*. Fig. des 2 espèces présentes en Chine. Carte de distribution. — S. J.-A.

**Simon (T.) et Vajda (L.).** Beitrage zur Moosflora Bulgariens (*Annal. Univ. Scient. Budapest*, **2**, p. 259-271, Budapest, 1959). En allemand, avec résumé russe.

Étude des collections de M. Simon et d'autres, dans différentes parties de la Bulgarie, surtout des hautes montagnes. 31 espèces sont nouvelles pour la Bulgarie, parmi lesquelles 9 sont nouvelles pour toute la Péninsule balcanique. Les plus intéressantes sont : *Fissidens limbergianus*, *Nanomitra compressa*, *Isopterygium pulchellum*, *Isopterygium tenerum*, *Isothecium myosuroides*, *Leptodictyum humile*, *Leptodictyum riparium*, *Orthothecium intricatum*, *Plagiothecium latebricola*, *Plagiothecium succulentum*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Rhynchostegiella curviseta*, *Rhynchostegium megapolitanum*, *Rhynchostegium murale*, *Rhynchostegium rotundifolium*, *Scleropodium cespitans*, *Thamnium alopecurum*, *Thuidium assimile*, *Thuidium delicatulum*, *Thuidium recognitum*, *Thuidium tamariscinum*, *Tortella inclinata*, *Tortella tortuosa*, *Tortula atrovirens*, *Tortula cuneifolia*, *Tortula intermedia*, *Tortula latifolia*, *Tortula montana*, *Tortula muralis*, *Tortula subulata*, *Trichostomum brachydontium*, *Weissia controversa*, *Zygodon rupestris*. — A. Boros.

Source MNHN Paris

**Smirnova (Z. N.).** Ad Bryofloram regionum Arcticarum Jakutiae et Orientis Extremi (*Acta Inst. Bolan. nom. V. L. Komarovi, Acad. Sc.*, sér. II, Plantae Cryptogamae, fasc. XII, p. 271-300, 1959). En russe.

Étude de 2 collections comprenant 50 espèces. Une fo nouvelle d'*Intaromnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. *elongatum* est décrite et figurée par l'A. Le genre *Sphagnum* est représenté par 16 espèces parmi lesquelles *S. lenense* (carte de distribution) largement répandu dans la partie asiatique de l'URSS et NO de l'Amérique du N. A propos de la flore sphagnologique de la région étudiée et celle de l'Alaska et de Yukon, l'A. fait remarquer leur grande analogie.

Parmi les 3 espèces de *Drepanocladus* l'A. attire l'attention sur *D. latifolius* (Lindb. et Arn.) Broth. démontrant qu'il s'agit là d'une bonne espèce (1 pl. de dessins originaux dans le texte) et une carte de distribution dans la région arctique. A l'état fossile cette espèce est connue de la région de Leningrad et au Danemark, ce qui montre qu'au quaternaire elle était répandue plus au Sud en Europe (61e lat.).

Ce travail très documenté, est plein de remarques systématiques et biogéographiques indispensables à connaître à tous ceux qui s'intéressent à la bryoflore arctique. — V. A.

**Sluiver (J. de).** Considérations sur la valeur spécifique de *Moerckia flotoviana* (Nees) Schiffn. ; Découverte nouvelle pour la flore belge (*Bull. Jard. Bot. de l'État*, **XXX**, fasc. 2, 1959).

La présence de *M. f.* fut décelée par l'A. dans les pannes situées dans la Réserve Naturelle du Westhoek à la Panne. L'A. passe en revue les caractères morphologiques, anatomiques, les observations écologiques, la distribution géographique, carte de répartition de *M. flotoviana* et de *M. hibernica*, espèce extrêmement voisine. Cette étude ainsi que des essais de culture permettent à l'A. de conclure que *M. hibernica* et *M. flotoviana* ne sont que des formes écologiques qui devraient être englobées dans une espèce unique : *Moerckia hibernica* (Hook.) Gottsch. avec une forme *flotoviana* (Nees) de Sloover comb. nov. Un tableau comparatif des caractères y compris des dimensions des spores, et 3 planches de dessins illustrent cet intéressant travail fait avec beaucoup de précisions. Une carte montre la répartition du complexe *hibernica-flotoviana* et fait constater que les dunes littorales de : Hollande, Belgique, Angleterre et France semblent être occupées uniquement par la forme *flotoviana*. — V. A.

**Suhalka (Dygas).** Nouvelle localité de *Riccia rhenana* Lorbeer en Pologne (*Fragmenta floristica et geobotanica*, Ann. IV, pars 1-2, p. 221-224, 1958).

La nouvelle localité signalée par l'A. se trouve dans la forêt de Kampinos près de Storokow à 10 km à l'ouest de Varsovie. Comme le montre la carte de distribution de cette espèce, la nouvelle localité (5e pour la Pologne) est la plus orientale de celles déjà connues jusqu'à présent. — V. A.

**Suska (T.).** — Les Mousses et les Lichens des environs de Beograd (*Bull. Mus. Hist. Nat. du Pays Serbe*, sér. B, *Sc. Biol.* (Beograd), Tomes I et II, p. 93-112, 1949). En serbe.

Citations de 50 Lichens, 18 Hépatiques, 125 Mousses. — V. A.

**Szweykowski (J.).** Wątrobowce okolic Zwierzyńca nad Wieprzem (pow. Zamość, woj. lubelskie). Lebermoose aus der Umgegend von Zwierzyniec am Wieprz (Kreis Zamość, Wojewodschaft Lublin) (*Fragmenta Floristica et Geobotanica*, 3, 1, p. 115-127, 3 fig., 1 carte).

Au cours d'une excursion dans l'E de la Pologne, aux environs de la ville de Zwierzyniec, 27 espèces d'Hépatiques ont été récoltées. Parmi les plus intéressantes : *Heteroleu heterocolpos*, espèce montagnarde récoltée ici vers 300 m all., *Chiloscyphus pallescens* var. *fontana* trouvé pour la deuxième fois seulement en Pologne, *Madotheca Baueri* et *M. platyphylloidea*, 2 espèces continentales. Ces espèces sont figurées. Carte de distribution. — S. J.-A.

**Szweykowski (J.).** Ważniejsze znaleziska wątrobowców wlatach 1955 i 1956 (*Spraw. Poznańsk. Tow. Przyj. Nauk.*, p. 118-119, 1956).

Liste de 13 espèces d'Hépatiques nouvelles pour la Pologne avec localités. En polonais. — S. J.-A.

**Takaki (N.).** Occurrence of *Encalypta streptocarpa* Hedw. in Japan (*Miscell. Bryol. et Lichenol.*, n° 16, p. 3, 1958). En japonais.

**Takamizu (N.).** Musci of South Okutama, Tokyo (*Miscell. Bryol. et Lichenol.*, n° 16, p. 2-3, 1958). En japonais.

Liste de 63 espèces. — V. A.

Source MNHN, Paris

**Tosco (U.) et Piovano (G.).** The bryological collections of the Consolata missionaries in Kikuyu, Kenya, Tanganyika (*Allioma*, **3**, 1, p. 111-185, 1956).

**Tosco (Uberto) et Casas de Puig (Mata Cruz).** Una interessante stazione con stillicidio su tufo calcareo in Val Serina (Prealpi Bergamasche, Alta Lombardia) (*Ergebnisse der Internat. Pflanzengeograph. Exkursion über die Ostalpen* 1956 in *Veröff. Geobotanisch. Institut Rübel* in Zurich, Heft 35).

Intéressantes observations sur les jardins et encliers suintants incrustants à eau riche en sels solubles de calcium (pH = 7,25) et sur la formation des tufs calcaires à *Cratoneurum commutatum* dominant dans la partie supérieure et *Eucladium verticillatum* à la base. Liste de Phanérogames et de Bryophytes récoltés ou observés au cours de l'excursion. Une carte, 1 schéma et des photographies des parois suintantes à *Cratoneurum commutatum* et *Eucladium verticillatum* et de travertin formés par cette dernière espèce. Présence d'*Adiantum Capillus veneris* (Fougère) dans ces groupements muscinaux si particuliers. — V. A.

**Touton (J. B.).** Les sols calcaires et la flore calcicole de l'Est du Massif armoricain. Aperçu synthétique (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 282, 1955).

Esquisse schématique d'un ensemble de réactions très complexes qui montre combien les sols calcarifères sont rares dans le Massif armoricain, que la flore calcicole y est d'une grande pauvreté et que l'on ne rencontre guère celle-ci que dans des carrières artificielles, de création relativement récente. L'A. signale à côté des plantes vasculaires les Muscinées qui les accompagnent. La composition de cette flore s'explique par l'action combinée des facteurs historiques et édaphiques et l'imperméabilité du sol semble déterminante pour l'élimination d'un certain nombre d'espèces. — V. A.

**Vebiri (Nieva E.).** Two new Mosses from the Philippines (*The Bryologist*, **62**, p. 104-108, 1959).

Dans le matériel envoyé des Philippines par la Philippines National Museum, l'A. a reconnu 2 espèces nouvelles pour la science : *Taiwanobryum robustum* et *Thamnium quisumbingii*. Descriptions avec diagnoses latines et une planche de dessins permettront aux bryologues de reconnaître ces espèces. L'A. ajoute la traduction en anglais de la diagnose latine de NOGUCHI pour le genre *Taiwanobryum* décrit par lui de Formose et trouvé récemment par TAKAKI au Japon. Remarques systématiques, localités et indications des herbiers contenant ces nouveautés. — V. A.

**Wachowska (Z.).** *Rhynchostegiella Jacquinii* Limpr. a new species of mosses in Beskid Niski (Low Beskid) (*Fragmenta flor. et Geobot.*, **2**, p. 97-98, Kraków, 1957). En polonais, avec résumé anglais.

L'A. a retrouvé cette espèce dans le groupe de montagnes de Beskid en Pologne. A. BOROS.

**Wachowska (Z.).** *Tortula Vahnovskyi* Schiffn. in Poland (*Fragmenta flor. et Geobot.*, **3**, p. 181-185, Kraków, 1958). En polonais, avec résumé anglais.

L'A. a découvert plusieurs localités de cette espèce sur un terrain de loess dans le district Miechow en Pologne. La Mousse est typique ici pour le loess comme en Hongrie. Son aire géographique s'est étendue ainsi en dehors de la Pannonie, même en Pologne. — A. BOROS.

**Wachowska (Z.).** Mosses in the river basin of upper Wisłok (*Fragmenta flor. et Geobot.*, **3**, p. 93-113, Kraków, 1958). En polonais, avec résumé anglais.

Étude des Mousses provenant des montagnes de Dukla et des environs du fleuve Wisłok. Parmi les espèces intéressantes citons : *Drepanocladus aduncus f. splachnoides*, *Bryum warneum*, *Calliergonella lindbergii*, *Dicranum strictum*, *Rhynchostegiella jacquinii*, *Seligeria donniana*, etc. — A. BOROS.

**Williams (H.) and Cain (R. F.).** Additions to the Hepaticae of Ontario (*The Bryologist*, **62**, 2, p. 145-148, 1959).

Depuis la précédente liste parue en 1918, 30 espèces sont à ajouter ; 39 Hépatiques ont été trouvées dans des localités nouvelles. — S. J. A.

**Williams (Harry).** *Pterigoneurum ovatum* in Ontario (*The Bryologist*, **62**, p. 156-158, 1959).

L'A. signale la présence du *P. o.* près de Millbrook, Durham Co, dans l'État d'Ontario rappelle ses exigences écologiques et sa distribution en Amérique du Nord. — V. A.

Source MNHN, Paris

## *PALÉOBRYOLOGIE*

**Jasnowski (M.).** Flora mchow z czwartorzedowych osadow torfowisk rzecznych. Mousflora quartärer Flachmoorablagerungen (*Acta Soc. Botan. Poloniae*, **26**, 3, p. 597-620, 1957, 11 fig. et phot.).

Données systematiques et floristiques sur les Mousses fossiles trouvées dans les tourbières de Pologne du Pléistocène et de l'Holocène (63 espèces). La plus grande partie de la tourbe est constituer par 8 espèces : *Calliergon giganteum*, *C. trifarium*, *Camptothecium nitens*, *Drepanocladus Sendtneri*, *Meesea triquetra*, *M. hexasticha*, *Paludella squarrosa*, *Scorpidium scorpioides*. Plusieurs espèces sont signalées pour la première fois comme fossiles ou subfossiles (Bryales, *Sphagnum*, Hépatique). Espèces les plus remarquables : *Calliergon trifarium* qui fut très important mais actuellement est très appauvri ; *Camptothecium nitens*, intéressant au point de vue stratigraphique ; *Meesea hexasticha* signalé à l'état fossile en Europe, seulement pour la deuxième fois ; *Calliergon turgescens*, espèce arctique-alpine ; *Catoscopium nigritum*, fossile nouveau pour la flore de Pologne. En polonais, avec résumé en allemand. Grand tableau des différentes espèces des couches pléistocènes et holocènes des tourbières. — S. J.-A.

**Jasnowski (M.).** *Calliergon trifarium* Kindb. w układzie stratygraficznym i florze torfowisk holocenskich Polski. *Calliergon trifarium* Kindb. in der Stratigraphie und Flora der holozänen Niedermoore Polens (*Acta Soc. Botan. Poloniae*, **36**, 1, p. 701-718, 1957).

*C. trifarium* est connu de 83 localités polonaises (voir carte). Joue un rôle peu important, actuellement, dans la végétation des tourbières basses. Au Pléistocène et à l'Holocène il était plus abondant (voir carte de distribution et analyses bryologiques de tourbes). Il fut un élément important de la constitution des marais, puis, les tourbières présentant des conditions de vie différentes, *C. t.*, espèce exclusive et exigeante, eut moins de possibilités d'extension. Photo d'un rameau de *C. t.* extrait de la tourbe. — S. J.-A.

**Lundblad (B.).** On *Ricciisporites tuberculatus* and its occurrence in certain strata of the « Höllviken II » Boring in S. W. Scania (*Grana palynologica*, **2**, 1, p. 1-10, 1959, 2 fig., 1 pl. de 12 phot.).

En 1951, dans la même revue, a été publiée la description des spores de *Ricciisporites tuberculatus* et celle des spores de *Tetradosulcites magna*. Il s'agit du même organisme. Interprétation des caractères vus au microscope. Disposition des spores dans la tétrade. Diagnose spécifique et générique. Signification stratigraphique : en Scanie ces spores indiquent le Lias et le Rhétique ; au Groenland, le Rhétique. — S. J.-A.

**Manten (A. A.).** Palynology of the Miocene Brown-coal mined at Heerlaud (Limburg, Netherlands) (*Acta Botan. Neerl.*, **7**, p. 145-488, 17 fig., 1958).

Il s'agit des Sphagnaceae.

**Szafer (W.).** Turonian Mosses from Stare Gliwice in Silesia (*Monographiae Botanicae*, **7**, p. 61-68, 2 tabl., 1958). En polonais, avec résumé anglais.

L'A. signale aux environs de Stare Gliwice (Haute-Silésie, Pologne) dans les couches turoniennes les espèces fossiles suivantes : *Sphagnum* sp., *Trachycystis flagellaris*, *Papillaria* sp., *Neckera complanata*, *Eriodon* sp., *Claopodium* sp., *Macrothamnium* ?, *Thamnium* sp., *Brachythecium* sp. Ces données complètent l'œuvre de W. Szafer « The Pliocene Flora of Kroscienko in Poland ». A. Boros.

## *HISTORIQUE*

**Sayre (Geneva).** Dates of Publications describing Musci. 1801-1821. Troy, New York, U.S.A., 102 pp., janvier 1959.

Les bryologues liront avec le plus grand intérêt et profit cet ouvrage dont l'élaboration a demandé à l'A. des recherches longues, difficiles et minutieuses dans les Bibliothèques des divers Établissements scientifiques de New York, de Londres et de Paris.

Cette époque (1801-1821), au cours de laquelle furent publiés les travaux très importants concernant les « Musci », traverse tout au long la « carrière » de Napoléon comme le fut remarquer l'A., donc une époque de guerre et par conséquent de communications internationales difficiles. Néanmoins, pendant ce laps de temps, un grand nombre de

Source MNHN, Paris

travaux bryologiques ont paru et se sont vendus en dépit des difficultés de publication et de distribution. Le plus grand centre de vente était surtout Leipzig au moment de la Foire de Pâques et en automne.

Dans son Introduction l'A. indique les sources, c.-à-d. les publications périodiques pour la recherche des dates de publication des travaux énumérés dans le présent travail.

Les travaux bryologiques sont classés tout d'abord par noms d'auteurs et par ordre chronologique avec la description de l'ouvrage et les citations des espèces soit nouvelles, soit énumérées dans le texte. Touchant l'œuvre magistrale de J. Hedwig : Species Muscorum frondosorum paru le 19 avril 1801, G. Sayre fait remarquer qu'au Congrès international de Bruxelles en 1910 la décision fut prise de se servir de cette œuvre comme point de départ (« Starting point ») pour les noms des Musci (excepté les Sphagnaceae). Cette décision a été confirmée au Congrès d'Ithaca en 1926 et de Cambridge en 1930. La date conventionnelle du 31 décembre 1801 a été acceptée au Congrès international de Botanique de Stockholm en 1950. Par la suite, la date du 19 avril, date de sa parution, a été proposée au Congrès de Paris en 1954. Toutefois, les bryologues n'étaient pas tous d'accord si on devait accepter la date du 31 décembre 1801 ou celle du 19 avril 1801 et finalement la décision a été reportée au Congrès de Montréal en 1959 (voir la rubrique des Informations dans le présent fascicule de cette *Revue*, p. 411).

A la p. 69, dans l'*Appendix* sont citées et décrites les publications qui ont servi à l'A. pour la recherche des dates de parution des ouvrages énoncés au début avec renvoi au Litre de l'ouvrage, avec la date de publication. Notons que dans l'*Appendix* sont signalées les planches illustrant les ouvrages avec l'indication de la tomaison et dans l'ordre chronologique, ce qui sera extrêmement précieux pour les bryologues. Enfin un Index réunissant les noms d'auteurs et les publications isolées ou périodiques termine ce livre dont l'utilité est incontestable. Il est indispensable aux bryologues et devrait faire partie des bibliothèques générales des Universités et des bibliothèques des Laboratoires. Il faut féliciter le Dr Geneva Sayre d'avoir accompli cette tâche ingrate mais d'intérêt général et pour laquelle elle a sacrifié un temps précieux pris sur ses recherches bryologiques personnelles. — V. A.

## *VARIA*

**Fulford (Margaret).** Recent Literature on Mosses (*The Bryologist*, 62, 1, p. 76-79, 1959).

L'A. passe en revue 82 travaux concernant les Bryophytes en signalant les espèces nouvelles. — V. A.

**Noguchi (A.).** — Recent literature on Bryophyta published in Japan (1957) (*Miscell. Bryol. et Lichenol.*, n° 17, p. 9, 1958).

L'A. cite 20 titres de travaux dont un certain nombre furent analysés dans la *Rev. Bryol. et Lichénol.*

**Persson (H.).** Elsa Nyholm. Illustrated Moss Flora of Fennoscandia, II. Musci. Fasc. 3, 1958, Lund (*Svensk Botanisk Tidskrift*, Bd. 53, H. 1. 1959).

La présentation de cet ouvrage par l'éminent bryologue suédois, très élogieuse, est pleine d'intérêt par la valeur de ses remarques critiques en ce qui concerne surtout les genres *Bryum*, *Mnium* et *Pohlia*. Les bryologues ont un grand intérêt à lire cette remarquable analyse et de connaître les avis aussi autorisés touchant la classification de ces genres particulièrement difficiles. Nous nous permettons de nous joindre au Dr H. Persson pour exprimer l'espoir de voir paraître bientôt la suite de la Flore de Fennoscandie par Elsa Nyholm. — V. A.



Source MNHN, Paris

# BIBLIOGRAPHIE LICHÉNOLOGIQUE

**Abhayes (H. des).** — Lichenes. 11 pp. in Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. « Exploration Hydrobiologique du Lac Tanganika (1946-1947) ». Vol. 4, fasc. 1. Bruxelles, 1958.

Liste de 33 espèces.

**Abhayes (H. des).** — Résultat des expéditions scientifiques genevoises au Népal en 1952 et 1954 (Partie botanique). 12. *Chadonia* (Lichens) (*Candollea*, **16**, p. 201-209, 1958, fig. 22).

L'A. signale 10 espèces, dont *C. yauana* (Vain.) n. c., *C. delavayi*, espèce nouvelle.

**Abhayes (H. des).** — *Chadonia* (Lichens) récoltés par la Mission zoologique suisse aux Indes (*Candollea*, **16**, p. 211-214, 1958).

L'A. signale 9 espèces.

**Ahti (T.).** — Studies on the caribou lichen stands of Newfoundland (*Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. « Vanamo »*, **30**, 4, p. 1-44, 1959, 3 cartes, 6 tab.).

Liste de nombreux Lichens. Nouveau : *Cladonia terrae-novae* n. sp. ; nom. nud. Nouvelle-Zélande pour l'Amérique.

**Ahmadjian (V.).** — A guide for the identification of algae occuring as lichen symbionts (*Bot. Not.*, **111**, 4, p. 623-634, 1958).

**Airhart (D.).** — Mouse, Stiefkinder des Pflanzenreiches (*Kosmos*, **54**, p. 62-65, 1958).

**Börner (T. W.) et Weis Bentzon (M.).** — Density determination in plant communities (*Oikos*, **9**, 1, p. 35-58, 3 fig., 5 [2] fig., 5 [4] tab., 1958).

Liste de 32 espèces.

**Burnkamm (R.).** — Die Bunte-Erdflechten-Gesellschaft im südwestlichen Harzvorland. Ein Beitrag zur floristischen Systematik von Kryptogamengesellschaften (*Ber. Deutsch.*, **71**, 7, p. 253-270, 1958, 3 fig., 3 tab.).

**Cifferi (R.) et Tomaselli (R.).** — Sulla nomenclatura del fungo simbionte dei licheni (*Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, n. ser., **62**, 3-4, p. 501-504, 1955).

**Culberson (William L.).** — Recent Literature on Lichens, 29 et 30 (*The Bryologist*, **62**, 1, p. 80-83 et **62**, 2, p. 158-162, 1959).

Dans le fasc. 1, l'A. cite 61 titres et dans le fasc. 2, 51 titres de travaux concernant les Lichens. Il faut remarquer que de plus en plus les phytosociologues et les écologistes tiennent compte, dans leurs relevés, non seulement des Bryophytes mais aussi des Lichens. — V. A.

**Dix (W. L.).** — Some Mexican Lichens (*The Bryologist*, **62**, 2, p. 148-149, 1959).

Quatorze espèces citées, localités, altitudes.

**Duman (Ursula K.).** — A Guide to the Study of Lichens [Un Guide à l'étude des Lichens]. XXVII, 161 pp., 18 planches, T. Buncle and Co. Ltd. Arbroath, Ecosse, 1959. Prix : 25 shillings.

Cette nouvelle flore des Lichens de Grande-Bretagne est basée principalement sur l'ouvrage de Mlle Annie Lorrain Smith, la nomenclature étant celle du « Census Catalogue » (1953) de William Watson. Il y a des clés pour la détermination des ordres, familles et genres, mais il n'y en a pas pour les espèces qui sont, toutefois, décrites dans le texte. — W. L. Culberson.

Source MNHN Paris

**Faurel (L.) et Schotter (G.).** Notes lichénologiques. I. Sur deux Lichens nouveaux pour le Maroc (*Bull. Soc. Sc. nat. Maroc*, **37**, p. 223-237, 1957, Bibl.).

**Fernández (O.) et Pizarroso (A.).** Contribución à la química de los líquenes. Estudio de la *Usnea ramulosa* (D. R.) (*Rev. de la Real Acad. Cien., Exactas, Fis. et Nat. de Madrid*, 53, 3, p. 557-563, 1 fig., 1958).

**Frey (Ed.).** Die Flechtenflora und- Vegetation des Nationalparks im Unterengadin. II. Teil : Die Entwicklung der Flechtenvegetation auf photogrammetrisch kontrollierten Dauerflächen. Resultats des recherches scientifiques entreprises au Parc National Suisse, VI, 11, p. 211-319, 1959, 19 fig., 24 tabl., 80 plat.

Le développement de la végétation lichénique sur 33 surfaces expérimentales de 0,25 et 1 m 2 a été suivi dans le Parc national suisse et dans ses environs immédiats par l'analyse floristique et la photographie. Ces surfaces ont été choisies dans l'étage subalpin (1,550-2,840 m) et dans l'étage alpin-subnival (2,050 m). Les observations ont duré, en général, 18-10 ans, parfois 33-31 ans.

Dans son introduction, l'A. expose la technique du contrôle photographique et de la mesure de l'accroissement des Lichens (mesure directe et mesure indirecte), et les conditions de la croissance des Lichens. Il étudie, ensuite, les successions lichéniques dans 3 groupes différents de stations : sur les bois et les rochers siliceux, sur les éboulis calcaires et dolomitiques. Pour chaque station, l'altitude, l'exposition, les conditions édaphiques sont données ; un croquis très clair représente, soit à une date déterminée, soit entre un certain nombre d'années, l'étendue du tapis lichénique, les différentes espèces de Lichens (*Cladonia elongata, C. sylvatica, C. uncialis, Cladina, Cetraria*, etc.) et parfois même les Phanérogames. Une série de 80 photographies illustre le texte d'une façon très démonstrative : un groupe de clichés représente l'état de la végétation, en un point donné, à plusieurs années d'intervalle (ex. : une simple couverte de coussins de Mousses, du *Peltigera aphthosa*, *Parmelia physodes*, etc., successivement en 1923, 1931, 1941, 1957). Chacun des cas exposés conduit à des observations d'intérêt général. Dans un sommaire rédigé en allemand et en anglais, Ed. Frey a regroupé ses conclusions dont voici l'essentiel : sur les bois pourrissants, on doit considérer l'humidité comme le facteur le plus important pour le développement de la végétation lichénique et muscinale. Sur les rochers siliceux, la compétition entre les différentes formes biologiques et les individus de la même espèce dans des conditions différentes est soulignée. Sur les éboulis, la végétation s'installe sur sol calcaire et se modifie jusqu'aux associations de la série des sols carbonatés lessivés ; donc, partout du stade initial basiphile *Cladonietum symphycarpiae*, on aboutit aux groupements acidophiles à *Cladina* ; parfois, on passe du *Cladonietum* au *Mugeto-Ericetum*.

Cet ouvrage montre tout l'intérêt que l'on peut tirer de recherches extrêmement soignées, effectuées en un même lieu, sous relâche pendant plusieurs dizaines d'années. Il honore à la fois son auteur et la commission qui en a accepté la publication, Commission de la Société Helvétique des Sciences naturelles pour les études scientifiques au Parc National. — S. Jovet-Ast.

**Frey (E.).** Einige Charakterarten der Flechtvegetation vom Monseny in den Pyrenaen und Vergleiche mit der Schweiz (*Mitt. ther Naturforsch. Gesell.* in Bern. N. F. (Sitzungsber. der Bernischen Bot. Gesell. aus dem Jahre 1956, 15, XXXIII-XXXVI, 2 fig., 1956 (1957).

**Frey (E.).** Die anthropogenen Einflüsse auf die Flechtenflora und-Vegetation in verschiedenen Gebieten der Schweiz. Ein Beitrag zum Problem der Ausbreitung und Wanderung der Flechten (*Veröffentl. des Geobot. Inst. Rübel in Zürich* (Festschr. Werner Lüdi). Heft 33, p. 91-107, 1958, 2 tab.).

Nombreuses espèces citées.

**Frey (E.).** Die Veränderung der Flechtenvegetation in den Versuchsflächen der Schynigeplatte von 1915 bis 1954 (*Bericht über das Geobotan. Forschungsinstitut Rübel Zürich für das Jahr* 1957, p. 59-80, Zurich, 1958).

Pendant 9 années, 62 surfaces de 1 m² chacune ont été étudiées. Le développement des Lichens est suivi, en relation avec l'établissement des Phanérogames. Le nombre des espèces photophiles est plus faible chez les Lichens que chez les Mousses. On classe les *Cladonia* et *Cetraria islandica* dans le groupe des espèces acidophiles, les *Peltigera* parmi les nitrophiles basiphiles. Nombreux tableaux donnent le degré de recouvrement des Lichens et Phanérogames pour les différents carrés d'étude sur le sol sans addition d'aucune substance ou avec addition de NPK, ou de Ca, ou de NPKCa. Les conditions biotiques l'emportent sur les facteurs physico-chimiques du sol. — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

**Frey (E.).** - Die anthropogenen Einflusse auf die Flechtenflora und vegetation in verschiedenen Gebieten der Schweiz. Ein Beitrag zum Problem der Ausbreitung und Wanderung der Flechten (*Veröff. Geobotan. Inst. Rübel Zürich*, **33**, p. 91-107, sans date).

Étude de l'influence anthropogène sur la flore et la végétation lichénique épiphyte. Remarques faites au cours de 3 excursions en Suisse, l'une dans l'Emmental (Canton de Bern), les autres dans le Tösstal supérieur (Canton de Zurich). Conditions de distribution des Lichens (diaspores) et de leur installation. Les stations récemment établies par l'homme, telles que allées, cimetières, groupes d'arbres, sont plus riches en Lichens épiphytes que les forêts fortement entretenues par l'homme. — S. J.-A.

**Gallé (L.).** A Szegedi Fehértó zuzmóflórája (Flora lichenea lacus « Fehérto » Szegediensis). Móra Ferenc. Múz. Evkonyve (Szeged) 1957, p. 237-250, 2 tab., 1957. Résumé en latin.

L'A. cite 47 espèces.

**Gates (B. N.).** A new soil-binder for preserving lichen specimens (*The Bryologist*, **61**, 3, p. 249-252, 1958).

**Gilbert (J. L.).** *Parmelia glomellifera* new to British Isles (*The Lichenologist*, **1**, part 2, p. 84, 1959).

Description de cette espèce trouvée dans le Vice-Couté 26, West Suffolk ; espèce nouvelle pour les Iles Britanniques. — V. A.

**Gjaerevoll (O.).** The Plant communities of the Scandinavian alpine snowbeds (Det *Kgl Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1956, **1**, p. 1-405, 80 fig., 61 tab., 1956).

Ce beau travail comporte un grand nombre de données concernant les Lichens et les Bryophytes.

**Grignani (V.) et Tommaselli (R.).** Die Wirkung des Präparate « Usnu in Falen von Mastitis bei Rindern (Studi Urbinati ; n. ser. C) (Universita di Urbino, **31**, 6, 8 pp., 1957).

**Grunhart (P.).** Two new Malaysian lichens (*Blumea*, Suppl. IV (H. J. Lam Jubilee Vol.), p. 107-112, 3 fig., 1958).

Espèces nouvelles : *Phaeographina maxima* et *Bombyliospora lamii*.

**Hakulinen (R.).** Some species of *Candelariella* from North America and Central Asia (*Arch. Soc. zool.-botan. fenn.*, Vanamo, **13**, 1, p. 53-55, 1958).

**Hale (Mason E., Jr.).** New or interesting Parmelias from North and Tropical America (*The Bryologist*, **62**, 1, p. 123-132, 1959).

Étude très soignée de 10 espèces de *Parmelia*, dont 4 resp. sont nouvelles pour la science : *P. allardi*, *P. epiclada*, *P. phlyctina*, *P. subinvoluta*, une var. nov. *P. epiclada* var. *lacinulata* et un nom nouveau, *P. norstictica*. Diagnoses latines, discussions systématiques (1 fig. dans le texte). Liste de très nombreux spécimens étudiés. — V. A.

**Hale (M. E. Jr.).** - The occurence of *Parmelia formosana* in North America (*Castanea*, **23**, 3, p. 89-90, 1958).

Cette espèce est largement répandue dans le sud des États-Unis.

**Hale (M. E. Jr.).** - Chemical component of type specimens in *Parmelia*. I (*Brittonia*, **10**, 4, p. 117-180, 1958).

Étude de 20 espèces du point de vue de leur composition chimique.

**Haliez (B.) et Kuziel (S.).** Contribution sur les Lichens du haut Plateau de Lodz (Pologne) (Zeszely Nauk. Uniwersitetu Lodzieko, Nauk. Mat.) (*Przyrodnicze*, ser. II, 1958, p. 101-125, 5 tab., 1958).

136 espèces sont énumérées.

**Häyren (E.).** — Antecknigar om brackvatternsvegetation i Aboland och i Nyland (*Mem. Soc.* pro *Fauna et Flora Fenn.*, **33**, p. 16-30 (1956-1957), 1958).

Liste de plusieurs Lichens.

Source MNHN, Paris

**Hess (D.).** Ueber die Papierchromatographie von Flechtenstoffen (*Planta*, **52**, 1, p. 65-76, 2 fig., 3 tab., 1958).

**Hruberger (P.) et Beschel (R.).** Beiträge zur Datierung alter Gletscherstandlein Nuchstubai (Tirol) Schlern-Schr. Innsbruck, **190**, p. 73-100, 3 fig., 1 carte, 1958.

Détermination de l'âge des glaciers d'après la croissance des Lichens.

**Hultin (E.).** Urea solution as a solvent for the viscumetric determination of lichenase activity (*Arkiv Chem. Scand.*, **10**, 1, p. 156, 1956).

**Krissler (K. von).** Usneaceae. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und Schweiz. 9 (5 Abt., 4 Teil, Lief. 1), p. 1-160, Fig. A-C 1-28. Akademische Verlagsgesellschaft Geest und Portig K.-G. Leipzig, 1958. Prix : DM. 25.50.

16 espèces appartenant aux genres *Evernia*, *Letharia* et *Alectoria*. Nouveaux : *E. prunastri* f. *soralifera* (Räs.) n. c., *Letharia divaricata* subsp. *illyrica* (Zahlbr.) n. c., *L. thamnodes* f. *parva* (Mereschk.) n. c., *Alectoria implexa* f. *degeni* (Szatala) n. c.

**Krieblehge (R. H.).** — Cheklist of the mosses of New York State (*N. Y. State Mus. and Sc. Serv.*, B, 363, 1957, 55 pp.).

**Klement (O.).** Die Flechtenvegetation der Stadt Hannover (*Beitr. zur Naturkunde Niedersachsens.*, **31**, 5 pp., 1958, 2 fig.).

30 espèces sont citées.

**Kurokawa (S.).** Notulae miscellaneae Lichenum japonicarum (4) (*Journ. Jap. Bot.*, **33**, 4, p. 116-119, 1959).

L'A. cite 7 espèces de *Parmeliella* du Japon avec clés de détermination.

**Kurokawa (S.).** Notulae miscellaneae Lichenum japonicarum (5) (*Journ. Jap. Bot.*, **33**, 7, p. 205-208, 2 fig., 1958).

*Porina subrubrospluaera* n. sp., *Leptogium menziezii* v. *dissectum* f. *spathulatum* n. f. Notes sur *P. corruscans* (Rehm.) Sant., et *Pannaria mariana* v. *isidioides* Mull. Arg.

**Kurokawa (S.).** Notulae miscellaneae Lichenum japonicarum (6) (*Journ. Jap. Bot.*, **34**, 1, p. 23-24, 1959, 1 fig.).

**Kurokawa (S.).** Noteworthy Lichens collected by Dr. M. Tagawa (*Miscell. Bryol. et Lichenol.*, n° 17, p. 3-4, 1958).

10 espèces sont signalées par l'A. — V. A.

**Lal (H. M.) and Rau (K. R.).** The food value of some Indian lichens (*Jour. Sc. and Indus. Res.*, **15** C, 1, p. 71-73, 1 tab., 1956).

Teneur en acide ascorbique et riboflavine dans 9 espèces étudiées.

**Lange (O. L.).** Die Flechte *Parmelia paraguariensis* als Handelsware in der südlichen Sahara (*Natur und Volk*, **87**, 8, p. 266-273, 1957).

Utilisation de *P. p.*, en Mauritanie, par les hommes et les femmes pour remplacer le Tabac, dans la parfumerie et pour chasser les Mouches. Ce Lichen est très rare. Trouvé pour la première fois au Paraguay, puis en Côte d'Ivoire ; probablement transporté de la côte du Rio de Oro jusqu'à Atar. — S. J.-A.

**Lange (O. L.).** Einige neue *Gonohymenia*-Arl (Lichenes) aus Mauretanien und ihre Stellung innerhalb der Gattung (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, **71**, 7, p. 293-303, 5 fig., 1 pl., 1958).

Espèce nouvelle : *G. mauritanica* n. sp. avec clé pour 5 espèces de ce genre.

**Laundon (J. R.).** The Lichen ecology of Northamptonshire. Pp. 89-96, illus. in « The First Fifty Years . A History Kettering and District Natural Society and Field Club. 1956

**Mägde rau (K.).** Flechten und Moose im baltischen Bernstein (*Bericht. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, **70**, 9, p. 133-135, 1957, 3 phot.).

Dans les nodules du Bernstein, un Lichen nouveau : *Alectoria succini* ; une Hépatique et une Mousse nouvelles : *Frullania scyphoides*, *Musculus convolutus*. Il s'agit vraisemblablement d'espèces qui vivaient sur des écorces. — S. J.-A.

Source MNHN, Paris

**Maas Geesteranus** (R. V.). — Notes on Dutch [illegible] II (*Blumea*, Suppl. II. J. Lam Jubilee Vol., p. 178-187, 1958).

**Martin** (W.). — The Chaomar of New Zealand (*Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **85**, 1, p. 603-632, 1958).

Près de 75 espèces citées. Clé de déterminations.

**Mattick** (F.). — Die bisherige lichenologische Erforschung von Süd-Africa und einige vorläufige Mitteilungen über die von R. Krausel dort gesammelten Flechten. Senckenberg. Biol., **37**, 5-6, p. 487-492, 1956.

**Monod** (T. V.) et **Villiers** (A.). — Sur quelques articles du marché d'Atar (*Notes africaines*. Dakar, **40**, p. 138, 141, 1950).

**Mors** (W. B.). — Química e sistemática no reino vegetal. 11. Wilhelm Zopf retrato de um pioneiro (*Selecta Chim.* (Sao Paulo), **16**, p. 123-136, 1957, 6 fig.).

Notice biographique et portrait de Zopf (1848-1909), pionnier des recherches sur la chimie des Lichens.

**Moul** (E. T.). — The Bryophytes and Lichens of Onotoa, Gilbert Islands (*The Bryologist*, **61**, 4, p. 370-373, 1958).

Citation de 8 Lichens.

**Murty** (T. K.) and **Sankara Subramanian** (S.). — Carolene content of *Roccella montagnei* (*Jour. Sc. and Indus. Res.*, **17**, 5-6, p. 105-106, 1958).

**Nadvornik** (J.). — Ein Beitrag zur Kenlnis der Flechtenflora des Tatra-Nationalparkes (*Sbornik Prac o Tatr. Narodnom Parku*. 1. Czechoslovakia, 1957).

Espèce nouvelle : *Lecidea portensis*, *Parmelia submontana* nom. nov. (pour *P. bohemica* Nadv.) et var. *contortoides* (Zahlbr.) n. c.

**Naegele** (A.). — Noles sur quelques produits d'origine végétale vendus au marché d Alar (Mauritanie). Notes africaines (Dakar), **65**, p. 6-9, 1955, 4 fig.

*Parmelia* sp.

**Nakanishi** (S.). — Ecological Studies on the epipetric plant community (*Jap. Jour. Ecol.*, **6**, 4, p. 165-170, 1957, 3 fig., 2 tab.).

**Neelakantan** (S.), **Seshadri** (T. R.) and **Subramanian** (S.). — Chemical Investigations of Indian lichens. XX. A new synthesis of teloschistin (*Proc. Indian Acad. Sc.*, Sect. A, **44**, 1, p. 42-45, 1956).

**Nimo** (**Mariko Miss**). — On the chemical ingredients of *Usnea diffracta* Vain. (*Journ. Jap. Bot.*, 33, 8, p. 227-232, 1958).

**Poelt** (J.). — Lichenes Alpium et Regionum Confinium, Fasc. 11, 8 pp. Kryptogamen- Abteilung der botanischen Staatssamlung Munchen, 1957. Étiquettes pour les nos 21-40 de cet Exsicc. Fasc. 111, 8 pp. *Ibid.* Étiquettes pour les nos 41-60 de cet Exsicc.

**Pueyo** (G.). — Sur la présence d'un galactosido-mannitol dans le thalle de *Peltigera horizontalis* (*C. R. Séances Acad. Sc.*, **248**, p. 2788-2790, 1959).

Isolement, à partir du thalle de *Peltigera horizontalis*, d'un nouvel hétéroside (1 mol. galactose + 1 mol. mannitol) soluble dans l'eau, peu soluble dans l'alcool, insoluble dans l'éther. Point de fusion : 162-163° ; pouvoir rotatoire : —55°5. — S. J.-A.

**Raabe** (E. W.). — Zur Systematik in der Pflanzensoziologie (*Vegetatio*, **7**, p. 271-277 (1956-1957), 1957).

Plusieurs Lichens cités.

**Raabe** (E. W.). — Alpine Rasen im Fervall (*Flora*, **146**, 3, p. 354-375, 1958, 10 tab.).

Mousses et Lichens entre autres plantes.

Source MNHN, Paris

**Riedl (W.).** — Synthesen in der Reihe des 2, 4, 5, 7-Tetrahydroxydiphenylenoxyds. Ueber Usninsäure I. Justus Liebigs Ann. der Chem., **597**, p. 148-152, 1955.

**Roivainen (H.).** — Studien über die Moore Feurlands (*Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. « Vanamo »*, **28**, 2, pp. I-VII + 1-205, 45 fig., 27 tab., 1954).

Citations de plusieurs Lichens et Bryophytes.

**Saito (T.).** — Lichens of Mt Higashi-Azuma, Fukushima (*Miscell. Bryol. et Lichenol.*, n° 17, 1958).

Liste de 67 espèces. En japonais.

**Sato (Masaaki).** — Recent literature on Lichens published in Japan (*Miscell. Bryol. et Lichenol.*, n° 16, p. 1, 1958).

Citation de 20 titres de travaux parus en 1957. En anglais.

**Schade (A.).** — Gottlob Heinrich Bock (Candidat Bock) und Friedrich Weinhold Rudig. Leben und kryptogamische Hinterlassenschaft zweier sächsischer Floristen aus der Zeit um 1800 (*Nova Acta Leopoldina, Abhandl. der Deutsch. Akad. der Naturforsch. Leopoldina*, N. F., **20**, 137, p. 1-81, illus., 1958).

Liste de 160 Lichens, 215 Mousses et 50 Hépatiques.

**Schibata (S.).** — Especial compounds of lichens. Handbuch der Pflanzenphysiol (Springer-Verlag, Berlin, **10**, p. 560-623, 1958, 17 tabl.).

Bibliographie importante.

**Shibata (S.), Takahashi (K.), Yoko Tanaka** (née **Hizumi**). — Decomposition of usnique acid. V. Pyrolysis of dihydrousnic acid. Some observations on dihydrousnic acid (*Pharm. Bull.* (Tokyo), **4**, 1, p. 65-67, 1956, 1 fig.).

**Schindler (H.).** — Die Verwendung von Flechten und Flechetnstoffen in alter und neuer Seit. Aus Unserer Arbeit (Firma Schwabe, Karlsruhe-Durlach, **2**, 4-5, 15 pp., 3 fig. (1956-1957), 1957.

Acide usnique antibiotique nouveau « Usniplant ». Discussion sur quelques usages des Lichens au cours de l'histoire.

**Schindler (H.).** — Die Inhaltsstoffe verschiedener *Usnea*-Arten unter besonderer Berucksichtigung der Usninsäure (*Arzneimittel-Forsch.*, **7**, 1, p. 69-72, 1957, 4 fig.).

**Schmid (A. B.).** — Die epixyle Flechtenvegetation von Munchen, 1956, 72 pp. ronéo., 4 plans, 1 dépliant.

Ce travail sur les Lichens épixyles de Munich correspond à une thèse de doctorat. Un chapitre concerne les formes de croissance de ces Lichens épixyles : Lichens crustacés, foliacés, buissonnants, pendants comme les *Usnea*. Les conditions de climat étant examinées, l'A. traite de la distribution des différentes formes de Lichens dans la ville, puis de la zonation actuelle et de ce qu'elle fut au siècle précédent, de l'influence des fumées et de la sécheresse de l'atmosphère. — S. J.-A.

**Schreiber (S.).** — Moose und Flechten des Waldes, 119 pp., 118 fig. (*Deutscher Bauernverlag*, Berlin, 1955).

Guide populaire dans lequel l'A. attire l'attention sur 6 espèces de Lichens et 39 esp. de Bryophytes communs dans les bois en Allemagne.

**Stoll (G. D.).** — Stable Pd solution (*The Lichenologist*, **1**, part 2, p. 88, 1959).

L'A. préconise la solution de Paraphénylénédiamine faite d'après la formule de STEINER et donne sa composition ; cette solution se conserve au moins 6 mois. — V. A.

**Southward (A. J.).** — The zonation of plants and animals on rocky sea shores (*Biol. Rev.*, **33**, p. 137-177, 1958, 6 fig., 2 tab.).

Il s'agit de *Lichina* et d'autres Lichens maritimes, p. 140-146.

Source MNHN, Paris

**Tallis** (J. H.). *Usnea pendulina* Mot. New to Britain (*The Lichenologist*, **1**, part 2, p. 86-87, 1959).

L'A. a constaté l'existence de cette espèce en Grande-Bretagne en revisant les *Usnea* de la Collection des *Usnea* de WATSON au Jardin botanique de Kew. Ce spécimen figurait sous le nom d'*U. foveata* Wain., il a été récolté à Port Appin, Argyll (Vice-Conté 98, en juin 1950, Leg. Sowter). Description de l'espèce. — V. A.

**Tavares** (C. N.). On the taxonomy of some *Roccella* species of the « canariensis » group (*Rev. da Fac. de Ciên. de Lisboa*, 2a ser. C. **6**, 2, p. 125-144, 5 pl., 1958).

L'A. a étudié le *R. canariensis* Darb. em. Vain. et *R. tuberculata* Vain. em. Tavares.

**Thomson** (R. H.). Naturally Occuring Quinones, VII + 302 pp. Academic Press. New York, 1957. Substances lichéniques, pp. 158, 196-200, 200-222.

**Thomson** (R. H.). An illustrated key to common lichens (*Audubon Nature Bull.*, ser. 27, **2**, 4 pp., 1958, 50 fig.).

Clés pour 50 espèces.

**Vareschi** (V.). — Arerva de la erologia vegetal de unas cuevas andinas de Venezuela (*Acta Biol. Venezuelica* (Caracas), **2**, 23, p. 273-289, 1958, 5 fig., 2 tab.).

13 espèces de Lichens sont citées.

**Vězda** (A.). Lichenes Bohemoslovakiae Exsirrati. Editi ab Instituto Botanico Universitatis Agriculturae et Sylviculturae. Brno, Fasr. IX, 8 pp., 1958.

Étiquettes pour les nos 211-470 de cet Exsicc.

**Vězda** (A.). Lichenes Bohemoslovakiae Exsiccati. Editi ab Instituto Bot. Universit. Agricult. et Sylvic., Brno, CSR, Fasr. VIII, 8 pp., 1958.

Étiquettes pour les nos 211-240 de cet Exsicc.

**Wade** (A. E.). — Glamorgan botan. notes (*Trans. Cardiff Naturalist's Soc.*, **85**, p. 25-26 (1955-1956), 1958).

6 espèces de Lichens sont citées.

**Wade** (A. E.). *Lepraria chlorina* Ach. in Britain (*The Lichenologist*, **1**, part 2, p. 86, 1959).

Le Lichen décrit et figuré sous le nom de *Farinaria sparsa* dans la publication de SOWERBY in « Colored Figures of English Fungi », vol. 3 (1803), p. 180, fig. 2, serait d'après SANTESSON *Lepraria chlorina* Ach. (*Crocynia chlorina* (Ach.) Huc. Ce Lichen a été récolté près de Penzance dans le Cornwall, sur un dolmen. Il serait intéressant de visiter cette région de Giant's Quoit et de voir si ce dolmen existe encore avec le Lichen. — V. A.

**Wade** (A. E.). — Soil-Binder for Crustacens ground Lichens (*The Lichenologist*, **1**, part 2, p. 87-88, 1959).

Pour la conservation des Lichens crustacés croissant sur le sol, l'A. recommande l'utilisation d'un produit **Primal** AC-55 (Charles LENNING and Co (Great Britain) Ltd, 26-28, Bedford Row, London, W.C.1.) pour remplacer Rhoplex AC-43 (voir GATES (B. N.), in *The Bryologist*, 61, p. 249-252, 1958), produit américain difficile à obtenir en Angleterre. Instructions pour son emploi. — V. A.

**Werner** (R. G.). La gonidie marocaine du *Parmelia tinctina* Mah. et Gill. (*Bull. Soc. Sc. Nancy*, **17**, 1, p. 262-276, 1958).

**Wiggins** (I. L.) and **MacVicar** (D. G., Jr). — Notes on the plants in the vicinity of Chandler Lake, Alaska (*Contrib. Dudley Herb., Stanford Univers.*, **5**, 3, p. 69-95, 1 fig., 1958).

9 espèces de Lichens sont citées, p. 76.

Source MNHN, Paris

# Espèces et variétés nouvelles

Mousses

*Braunfelsia aenea* S. J.-A. et P. Tix., 31.
*Dicranodontium insularum* Bartr., 209.
*Dicranoloma atlanticum* Bartr., 209.
*Funaria Bergiana* (Horns.) Broth. var. *breviseta* P. de la V., 273.

Hépatiques

*Lophozia patagonica* Herzog und Grolle, 343.
*Pachyglossa fissa* (Mitt.) Herzog und Grolle, *comb. nov.*, 346.

Lichens

*Ramalina pulchella* B. de Lesd., 359.
*Xanthoria scandinavica* B. de Lesd., 359.

Source MNHN, Paris

# TABLE DU TOME VINGT-HUITIÈME

## ARTICLES


ABBAYES (H. DES). — L'aire géographique de *Cladonia mediterranea* Duv. et des Abb. (Lichens) et son écologie d'après de nouvelles observations . . . . . 355

BARTRAM (Edwin B.). — Contribution to the Musses ng Gough Islande. 208

BOPP (Martin). — Neue Gesichtspunkte zum Problem der Protonemadifferenzierung. . . . . 319

BUREŠ (A.). — Bryologische Erfahrung der XII International Pflanzengeographischen Exkursion (IPE) durch die Tschechoslovakei (1958). . 236

BOLLY DE LESDAIN (Dr). — Quelques nouveaux Lichens. . . . . 359

CASTLE (H.). — A revision of the genus *Radula*. Part II. Subgenus *Acroradula*, Section 4. Marginatae . . . . . 290

CLAUSADE (G.) et RONDON (Y.). — Aperçu sur la végétation alpine dans la région du Lautaret et du Galibier. . . . . 361

COURTEJAIRE (C.). — Action de quelques milieux nutritifs sur le développement de *Sphagnum inundatum* Warnst . . . . . 218

FULFORD (Margaret) and TAYLOR (Jane). — Terminal Branching in *Lepidozia granatensis* Gottsche . . . . . 276

GAMS (H.). — Remarques sur les affinités entre les Mousses primitives. 326

GROLLE (Riclef). — *Lophozia* (Massula) *patagonica* Herzog und Grolle n. sp. . . . . 343

GROLLE (Riclef). — Ueber *Herpocladium fissum* Mitt. Ein Nachtrag zu Was ist *Pachyglossa* « . . . . . 346

GROM (Sl.). — Quelques autres Bryophytes nouveaux pour la Yougoslavie et la Slovénie. . . . . 351

HÄSSEL DE MENÉNDEZ (Gabriela G.). — Sobre el hallazgo del genero *Riella* en Sudamerica . . . . . 297

JELENC (F.). — Les Bryophytes nord-africains. V. Les Neckeraceae. . 308

JONES (Eustace W.). — *Lophozia Perssonii* Buch and S. Arnell in the Jura . . . . . 353

JOVET-AST (Mme S.) et TIXIER (P.). — Mousses récoltées au Vietnam, dans la province de Thuyen-Duc (Monts de Lang Bian et environs de Dalat) . . . . . 300

KOPLER (Mme L.). — Contribution à l'étude biologique des Mousses cultivées *in vitro* : germination des spores, reussance et développement du protonéma chez *Funaria hygrometrica* . . . . . 1

MELNICHUK (W. M.). — Zum Wasserhaushalt der Moose . . . . . 223

PIERROT (R. B.). — Contribution à l'étude de la Bryoflore de la Charente Maritime . . . . . 211


Source MNHN, Paris

POTIER DE LA VARDE (R.). — Contribution à la flore bryologique africaine (12e article) . . . . . 203

POTIER DE LA VARDE (R.). — Contribution à la flore bryologique africaine (13e article) . . . . . 271

SAVICZ-LJUBITZKAJA (L. I.) and ABRAMOV (I. I.). The Geological Annals of Bryophyta . . . . . 330

SHORNHERST BREEN (Ruth) and PURSELL (Ronald A.). — The genus *Splachnobryum* in the United States, Mexico, Central America and the Caribbean . . . . . 280

SQUIVET DE CARONDELET (Abbé J.). Une nouvelle localité française de *Trichostomum pallidisetum* K. Müll. . . . . 235

## NÉCROLOGIE

Dr Ödon SZATALA (1889-1959), par J. BARBEGYI . . . . . 239

Professeur István GYÖRFFY (1880-1959), par A. BORNS . . . . . 400

Georges BIMONT (1873-1958), par V. ALLORGE . . . . . 409

Annonces de décès . . . . . 244

INFORMATIONS . . . . . 243, 411

La Nomenclature des Bryophytes au IXe Congrès International de Botanique (Montréal, 19-29 août 1959), par R. VAN DER WIJK . . . . . 411

Bibliographie bryologique . . . . . Fasc. 1-2, 245 ; Fasc. 3-4, 414

Bibliographie lichénologique . . . . . Fasc. 1-2, 264 ; Fasc. 3-4, 432

Exsiccata . . . . . 267

Liste des Bryologues et des Lichénologues. Additions et rectifications. 269

Espèces et variétés nouvelles. . . . . 439

## BIBLIOGRAPHIE BRYOLOGIQUE

Allorge (V.), 245.
Anderson (L. E.), 254, 345, 415, 419.
Ando (H.), 245, 254, 414, 420.
Arnell (S.), 246, 254.
Asprey (G. F.), 252.
Barkmann (J. J.), 254, 420
Barnes (Clara), 246.
Barsegyan (A. M.), 420.
Bartram (B.), 247, 421.
Baur (L.), 251.
Benson-Evans (K.), 252.
Berne (G. K.), 419.
Birse (E. M.), 421.
Bonner (C. E. B.), 246.
Booy (C.), 421.
Borns (A.), 254, 255.
Brownz (K.), 255, 421.
Bryan (V. S.), 245, 419.
Brynard (A. M.), 422.
Burkholder (P. R.), 418.
Cain (R. F.), 421.
Casas de Puig (C.), 421, 429.
Celinski (F.), 255.
Chen (Man-cheh), 414, 422.
Chevassut (G.), 422.
Chopra (N.), 253, 426.
Clark (L.), 246, 255, 414.
Conard (Henry S.), 414.
Cridland (A. A.), 422.
Crum (Howard), 246, 247, 415, 422.
Crundwell (A. C.), 418, 422.
Demaret (F.), 255.
Duda (J.), 255.
Eakin (R. E.), 252.
Erdtman (G.), 261.
Edward (C.), 418.
Felfoldy (L.), 254, 255.
Félix (Charles J.), 256.
Filipek (M.), 255.
Froehlich (J.), 247.
Fulford (M.), 247, 251, 262, 431.
Furuta (H.), 252.

Source MNHN Paris

Gemmel (Alan R.), 256.
Giesy (R. M.), 422.
Gimmingham (C. H.), 422.
Gorton (B. S.), 252.
Gruithuizen (S.), 421.
Grolle (R.), 415.
Györffy (I.), 255.
Hall (G. W.), 423.
Hassel de Menéndez (G.), 415.
Hatcher (R. A.), 247.
Hattori (S.), 252, 256.
Henderson (D. M.), 423.
Hermann (F. J.), 423.
Herzog (Th.), 246.
Higinbotham (B. W.), 247, 256.
Higinbotham (N.), 247, 256.
Holgson (E. A.), 415.
Hoffmann (A.), 419.
Holmen (Kjeld), 247, 253, 423.
Holuby (J.), 423.
Horikawa (Y.), 256, 423.
Hosokawa (T.), 418, 423.
Inoue (H.), 252.
Iwatsuki (Z.), 248, 256.
Jasnowski (M.), 423, 430.
Jelenc (F.), 257.
Johnsen (T. N.), 423.
Jones (E. W.), 248.
Joustra (Tj.), 424.
Jovet-Ast (S.), 245, 257.
Krevel (C.), 424.
Keil (M.), 257.
Koch (Leo F.), 262, 424.
Koppe (F.), 257.
Kubota (H.), 423.
Kuc (M.), 257, 424.
Kucyniak (J.), 424.
Kuwabara (Y.), 415.
Kvet (J.), 253.
Lachmann (A.), 424.
Lange (Bohlil), 247.
LeRoy Andrews (A.), 248, 415, 424.
Linnaeus (Carl), 262.
Lisowski (S.), 424.
Lundblad (B.), 430.
Lyon (A. G.), 252.
McCleary (J. A.), 425.
Mac Quadrae (I. G.), 253.
Maltzahn (K. E.), 253, 419.
Mantrin (A. A.), 430.
Mapes (H. M.), 425.
Margadant (W. D.), 251.
Martinsson (O.), 254.
Meijer (Wim), 257, 416, 425.
Mevius (Dr Walter), 263.
Mickiewicz (J.), 257.
Mrozkiewiczowa (J.), 427.
Miller (H. A.), 249, 416, 417.
Miyata (I.), 425.
Mizushima (Ciara), 416, 425.
Mizutani (M.), 252, 416.
Moul (E. T.), 257.
Montschon (J.), 253
Nagano (I.), 258, 425
Namenga-Bremekamp (N. E.), 425
Nisbet (Maud), 253.
Noguchi (A.), 248, 252, 257, 416, 425, 431.
Ochi (H.), 419.
Ochsner (F.), 426.
Odani (N.), 418.
Osada (T.), 426.
Paule (S. K.), 426.
Papp (C.), 248.
Pavletic (Z.), 258.
Periar (V.), 426.
Persson (Herman), 258, 259, 431.
Petrov (S.), 259.
Petterson (Birgt), 259
Pibus (Zd.), 249, 426.
Pinvann (G.), 259, 429.
Pors (T.), 259.
Puelt (J.), 427
Polunin (N.), 427.
Prior (P. V.), 427.
Proctor (M. C. F.), 427.
Proskauer (J.), 249, 417, 419.
Pursell (R. A.), 248.
Rosalfeu (P. V.), 427.
Quézel (P.), 422.
Reijnders (W. J.), 258.
Reimers (H.), 249.
Rejment-Grochowska (I.), 427.
Richards (P. W.), 422.
Ringelberg-Giesen (W.), 420.
Robinson (Harold), 417.
Rousseau (J.), 253.
Rugby (S.), 249.
Rybnicek (K.), 260.
Sainsbury (G. O. K.), 249.
Sanomiya (M.), 419.
Sasaki (Toshiuki), 254, 419.
Sauvage (Ch.), 427.
Saviez-Ljubitzkaja (L. I.), 249, 417.
Sayre (Geneva), 430.
Schuster (R. M.), 249, 417.
Scott (E. B.), 249, 416, 417.
Schuem (A.), 260.
Sharp (Aaron), 248.
Shin-Chiang (Lee), 427.
Simon (T.), 427.
Shover (J. de), 428.
Smarda (J.), 260.
Smirnova (Z. N.), 417, 428
Sobotkowa (D.), 428.
Soska (T.), 428.
Steere (William C.), 246, 249, 250, 260.
Stelmear (Tr.), 254, 260, 262.
Suzuki (H.), 417.
Svihla (R. E.), 250.
Szafran (B.), 261, 430.
Szepesfalvy (J.), 260.
Szweykowski (J.), 250, 255, 261, 263, 421, 428.
Takaki (N.), 428.
Takamizu (M.), 428.

Source MNHN, Paris

Tatuno (S.), 420.
Taylor (Sr.), 418.
Tosco (U.), 429.
Toth (L.), 255.
Tuxen (J.-B.), 429.
Trotewicz (A.), 257.
Trumikiski (R.), 250.
Vajda (L.), 250, 254, 255, 427.
Velcira (Nueva E.), 429.
Waclawska (Z.), 429
Wan (Thung-Lung), 414.
Walther (K.), 261.
Warburg (E. F.), 418.
Weber (William A.), 258
Whitehouse (E.), 261.
Wijk (R. van der), 251, 418.
Williams (H.), 418, 429
Wojtriski (T.), 261.
Yano (K.), 420.
Zanten (B. O. van), 251.
Zoller (H.), 262.

## BIBLIOGRAPHIE LICHÉNOLOGIQUE

Aldayes (H. des), 432.
Arhtr (T.), 432.
Ahmanjan (V.), 432.
Airhele (D.), 432.
Berner (L.), 264.
Beschell (R.), 435.
Bocher (T. W.), 432.
Bonnkamm (R.), 432.
Cifferi (R.), 432.
Culberson (Chicita F.), 264.
Culberson (W. L.), 264, 432.
Dix (W. L.), 432.
Dumran (Ursula K.), 432.
Faurel (L.), 433.
Fernandez (O.), 433.
Frey (Ed.), 264, 433, 434.
Gallé (Laszlo), 264, 431.
Galun (M.), 267.
Gates (B. N.), 431.
Gilbert (J. L.), 434.
Gjaerevoll (O.), 434.
Grignani (A.), 434.
Groenhart (P.), 434
Grummann (V. J.), 264.
Hayren (E.), 434.
Hakulinen (R.), 434.
Hale (Mason E., Jr.), 265, 434
Halasz (B.), 434.
Herre (A. W. C. T.), 265.
Hess (D.), 435.
Heulmger (H.), 435.
Hultin (E.), 435.
Krisshr (K. von), 435.
Ketchledge (E. H.), 435.
Klement (O.), 265, 435.
Krauss (W.), 265.
Kurokawa (Syo), 265, 266, 435
Kuziel (S.), 434.
Lal (B. M.), 435.
Lange (O. L.), 435.
Laundon (J. R.), 435.
Lonnamma (J.), 265.
Lettau (G.), 264, 265.
Lisowski (S.), 267, 268.
Maas Gesteranus (R. A.), 266, 436, 437.
Mar Vicar (D. G., Jr), 438.
Magdefrau (K.), 435.
Martin (W.), 436.
Mattick (F.), 436.
Monod (T. A.), 436.
Mors (W. B.), 436.
Motyka (J.), 266.
Moul (E. T.), 436.
Murty (T. K.), 436.
Nadvornik (J.), 436.
Naegele (A.), 436
Nakanishi (S.), 436.
Krelakantan (S.), 436.
Nuno (Mariko Miss), 136.
Pizarroso (A.), 433.
Poelt (J.), 266, 436.
Poeyo (G.), 436.
Raahe (E. W.), 436.
Rao (K. R.), 435.
Richert (L.), 267.
Riedl (W.), 437.
Rouvanen (H.), 137
Saito (T.), 437.
Sanhata Subramanian (S.), 436.
Sato (Masami), 437.
Srhadr (A.), 437.
Schibata (S.), 437.
Schindler (H.), 437.
Seshadri (T. R.), 436.
Schmid (A. B.), 437.
Schotter (G.), 433.
Schreiter (S.), 437
Scott (G. D.), 437.
Southward (A. J.), 437.
Takahashi (K.), 137.
Tallis (J. H.), 438.
Tavares (C. N.), 208, 138.
Thomson (R. H.), 138.
Tobolewski (Zygmunt), 267.
Tomaselli (R.), 432.
Vareschi (V.), 438.
Vézda (A.), 438.
Villiers (A.), 436.
Wade (A. E.), 438
Weis Bentzon (M.), 432.
Werner (R. G.), 438.
Wiggins (I. L.), 438.
Yoko Tanaka (Hijzumi), 437.

Source MNHN, Paris